
EST 1887
B. LOGIN & SON
MEDICAL
PERIODICALS
AND BOOKS
29 EAST 21ST ST
NEW YORK
BLS

ANATOMISCHE HEFTE.

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

30. **BAND** (90., 91., 92. HEFT).

ANATOMISCHE HEFTE.

BEITRÄGE UND REFERATE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL UND **R. BONNET**

O. Ö PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN. O. Ö. PROF. DER ANATOMIE IN GREIFSWALD

ERSTE ABTEILUNG.

ARBEITEN AUS ANATOMISCHEN INSTITUTEN.

30. BAND (90., 91., 92. HEFT.)

MIT 27 TAFELN UND 77 FIGUREN IM TEXTE.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1906.

Druck der Kgl. Universitätsdruckerei von H. Stürtz in Würzburg.

Inhalt.

Aus dem anatomischen Institut in Göttingen.

DIE ENTWICKLUNG DER KNOCHEN, MUSKELN UND NERVEN DER HAND UND DER FÜR DIE BEWEGUNGEN DER HAND BESTIMMTEN MUSKELN DES UNTERARMS.

VON

ERNST GRÄFENBERG,
GÖTTINGEN.

Mit 19 Abbildungen im Text.

I.

Zu jener Zeit der menschlichen Ontogenese, wo die Extremitäten — und zwar die kraniale früher als die kaudale Extremität — eben beginnen sich als flache seitliche Prominenzen vom Körper des jungen Embryo abzuheben, kann noch nicht von einer Sonderung der Extremitätenanlage in verschiedene Segmente gesprochen werden.

Erst wenn diese primitiven Extremitätenknospen die Höckerform verlassen haben und zu stummelförmigen Anhängseln der Rumpfwand umgewandelt sind, wird eine Gliederung der Extremität sichtbar. Während die Basis den Extremitätengürtel und Oberarm entstehen lässt, ist der distale Abschnitt die Matrix für Vorderarm und Hand geworden. Die Anlage der Hand übertrifft durch ihre relative Entwicklung anfangs weit die Grösse des Ober- und Unterarms, sodass reichlich die Hälfte der ganzen embryonalen Extremität allein auf die Rechnung der sehr breiten Hand kommt. Oberflächliche Einkerbungen an der Peripherie weisen auf ihre spätere Ausgestaltung zu freien Fingern hin.

Gleichen Schritt mit der Entwicklung der äusseren Form hält die histogenetische Differenzierung der Extremitätenanlage. Eine Arbeit, die die Entwicklung von Knochen, Muskeln und Nerven der Hand zum Gegenstand ihrer Untersuchung gewählt hat, kann demgemäſs erst relativ spät in der embryonalen Entwicklung einsetzen.

Mit Rücksicht hierauf wurde das Untersuchungsmaterial ausgewählt. Ein grosser Teil der embryonalen Objekte entstammt

der entwicklungsgeschichtlichen Sammlung des anatomischen Institutes zu Göttingen. Ausser diesen von Herrn Prof. Merkel freundlichst zur Verfügung gestellten Embryonen wurden noch eine beträchtliche Anzahl fötaler Hände und einzelne Finger in verschiedenen Schnittrichtungen serienweise zerlegt. Von den letzteren wurden Objekte aus allen Zeiten der menschlichen Ontogenese wie auch Finger erwachsener Individuen in den Kreis der mikroskopischen Untersuchung gezogen. Neben reinen Quer- und Flachschnitten überwiegt bei der Untersuchung älterer Objekte die Schnittrichtung in medianer Längsrichtung. Die Schnittdicke schwankt je nach dem Alter zwischen 10 bis 20 μ.

Die Bornsche Plattenmodelliermethode, sowie die Glasplattenrekonstruktionen (cf. Gräfenberg, Beckenmuskulatur 1904) fanden eine ausgezeichnete Unterstützung durch das von van Wijhe kürzlich angegebene Verfahren, das Knorpelskelette in situ elektiv zu färben und nach Aufhellung der umgebenden Weichteile zu betrachten erlaubt.

Herr Prof. Kallius hatte die Freundlichkeit, meine Aufmerksamkeit auf die Methode van Wijhes zu lenken und mir eine Anzahl nach ihr gefärbter Präparate zur Untersuchung gütigst zu überlassen. Auch ich habe bei der Färbung zahlreicher Handskelette die Methode nach ihrer ursprünglichen Angabe als sehr geeignet erprobt. Nur hat Herr Prof. Kallius bei der Aufhellung und Einbettung in Balsam eine Modifikation insofern eintreten lassen, als die Präparate statt durch Xylol und Xylolbalsam nach der Durchtränkung mit Cedernholzöl in harten Kanadabalsam übergeführt werden. Es werden hierdurch all die Schwierigkeiten vermieden, die Lundvall veranlassten, Benzol und Schwefelkohlenstoff zur Aufhellung und Konservierung der Präparate zu benutzen. Dass ebenso wie Methylenblau auch Toluidinblau in der färberischen Wirkung die gleichen Resultate geben, ist weiter kaum erstaunlich, da noch andere Anilinfarben recht geeignet zur Färbung sind. So hat Bakay

mit Bismarckbraun schöne Bilder erzielt. Auch Thionin steht nach den Erfahrungen des Herrn Prof. Kallius den anderen Farben in keiner Beziehung nach.

Eine treffliche Ergänzung der Methode van Wijhes gibt das Kali-Glyzerinverfahren nach Schultze.

Sehr gute Dienste hat mir eine Färbemethode geleistet, die in Schnitten den Knorpel elektiv zu färben gestattet. Das Verfahren ist von Herrn Prof. Kallius ausgearbeitet, aber bislang noch nicht veröffentlicht worden. Da ich in vielen Fällen den grossen Wert der Methode erprobt habe, benutze ich gern die Gelegenheit, mit der Erlaubnis des Herrn Prof. Kallius jene Knorpelfärbung in ihren Einzelheiten zu skizzieren. Als Farblösung dient eine konzentrierte wässerige Thioninlösung (Höchster Farbwerke G. O.). Man färbt vorher die Präparate mit einer Kontrastfarbe, entweder Boraxkarmin — Durchfärbung, oder Alaunkarmin — Schnittfärbung. Die Thioninlösung lässt man 10 Min. auf die Schnitte einwirken und zieht mit 70% Alkohol die überschüssige Farbe heraus. Sobald jetzt nur noch distinkte Knorpelpartien in dem Schnitt durch ihre blaue Färbung hervortreten, müssen die Schnitte durch steigenden Alkohol in Xylol übergeführt werden. Es ist durch diese Thioninmethode nach Herrn Prof. Kallius allein möglich, in zweifelhaften Fällen die mikrochemische Reaktion auf Anwesenheit von Knorpel zu stellen. Besonders die embryonalen Zellen, die häufig geweblich nicht sonderlich differenziert sind, reagieren auf Thionin mit überraschender Exaktheit. —

Die Entwicklung der Hand ist aufs innigste mit der Entstehung der Extremitäten verknüpft, stellt diese doch anfangs nichts anderes als die noch undifferenzierte peripherische Partie der embryonalen Gliedmassen dar. Diese Tatsache zwingt uns, gelegentlich der Beschreibung der Handentwicklung die Frage nach dem Ursprung der Extremitäten zu berühren und kurz jener Resultate zu gedenken, die Morphologen und Embryologen

in der letzten Hälfte des eben abgelaufenen Jahrhunderts in einer recht stattlichen Literatur niedergelegt haben.

Zwei Hypothesen haben versucht, uns von der Herkunft der paarigen Extremitäten ein Bild zu entwerfen, nachdem die Anschauungen der früheren Zeiten sich als unbrauchbar erwiesen hatten, die mit Oken die Extremitäten als frei gewordene Rippen betrachteten.

Gegenbaur vertritt vom vergl. anatom. Standpunkte aus die Ansicht, dass das Extremitätenskelett sich von umgewandelten Kiemenstrahlen ableitet. Der Grundtyp der Extremität ist das Archipterygium, ein mit Knorpelradien besetzter Stamm.

Eine andere Theorie geht nicht von der Betrachtung phylogenetischer Verhältnisse aus, sondern versucht mit Hülfe der embryologischen Forschung das alte Problem der Extremitätenentwicklung zu lösen. Es war Balfour, der zuerst die paarigen Extremitäten als die Abkömmlinge kontinuierlicher seitlicher Rumpffalten ansprach. Im Jahr darauf vertraten unabhängig von ihrem Vorgänger und von einander Thacher und Mivart die gleiche Ansicht. Ihnen war die Ähnlichkeit der embryonalen Seitenfalte der Wirbeltiere mit den Seitenwülsten niederer Vertebraten aufgefallen. In diese Hautfalten wandern dann an den Stellen, die für die Anlage der paarigen Gliedmafsen bestimmt sind, Myotomfortsätze und die Spinalnerven vor, denen zum Schluss die Knorpelstrahlen folgen sollen.

Man mag über jede der beiden Hypothesen urteilen, wie man will, anerkennen müssen wir aber, dass auf ihre Anregung eine grosse Zahl von Arbeiten zurückzuführen ist, in denen die Ontogenese der verschiedensten Wirbeltierarten in eingehender Weise behandelt wurde.

Auch die menschliche Embryologie wurde bald zum Gegenstand der Extremitätenuntersuchung gemacht. Und zwar war es hier vor allem die Entwicklung der Handwurzel, welche schon früh das Interesse vieler Untersucher auf sich lenkte. Auch

hier hat wiederum Gegenbaur durch seine vergleichenden Studien über den Carpus und Tarsus der Wirbeltiere die Anregung für die eingehende Prüfung der embryonalen menschlichen Skelettanlage gegeben. Allerdings sind schon vor Gegenbaur Untersuchungen über die Entwicklung des Handskeletts angestellt worden, doch konnten sie niemals grössere Bedeutung erlangen, da der höhere Gesichtspunkt, der erst von Gegenbaur in die phylogenetische und ontogenetische Forschung hineingetragen wurde, den älteren Anatomen noch unbekannt war.

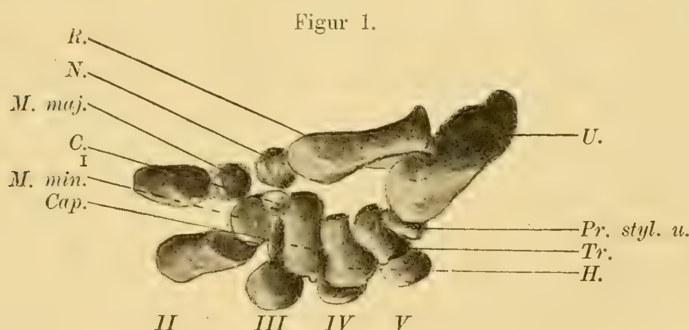
Mit den Untersuchungen von Henke und Reyher beginnt die moderne Bewegung der Extremitätenforschung. Die genannten Forscher konnten durch die Beobachtung des Os centrale im menschlichen Carpus das Gegenbaursche Schema des Wirbeltiercarpus auch im Handskelett des Menschen bestätigt finden. Andere ausführliche Untersuchungen über das Os centrale und das übrige embryonale Handskelett haben Rosenberg, v. Bardeleben, Leboucq und Thilenius angestellt. Eine umfassende Zusammenstellung sämtlicher Resultate der vergl. Entwicklungsgeschichte, die auch die menschliche Embryologie würdigt, hat Braus jüngst gegeben.

Die erste Anlage des menschlichen Handskeletts ist die distale Fortsetzung einer kontinuierlichen Mesenchymverdichtung, die sich vom Gürtel der Extremität bis zur Peripherie erstreckt. Ihre Gewebselemente unterscheiden sich von den übrigen Zellformen nur durch die reihenförmige Anordnung. Der distale Teil der Extremität, der ihr die charakteristische Gestalt einer schaufelförmigen Anlage gibt, repräsentiert das Blastem der späteren Hand.

In der homogenen Skelettanlage treten vollkommen unabhängig von einander Chondrifikationszentren auf, die in ihrer Ausbildung und in ihrem Fortschreiten das alte Gesetz der proximo-distalen Wachstumstendenz der Extremität rekapitulieren.

Diese Wachstumsrichtung der Skelettanlage hängt eng mit dem Aussprossen der Myotome in die primitive Extremität zusammen. Obwohl bislang keine Fortsätze der Ursegmente beobachtet wurden, die als skelettogenes Gewebe für die Extremität bestimmt sind, so unterliegt es doch wohl keinem Zweifel, dass analog der Ableitung der Extremitätenmuskulatur von den Ursegmenten auch das Skelett der Gliedmafsen sein Bildungsmaterial von diesen empfängt. Die Wechselbeziehungen zwischen Muskel und Knochen sind zu innig, als dass wir eine getrennte Matrix für beide Elemente annehmen könnten. In neuerer Zeit hat Bolk erfolgreich versucht, an den Gliedmafsen des erwachsenen Individuums diesen genetischen Zusammenhang von Muskel- und Skelettanlagen durch bestimmte Linien, er nennt sie Sklerozonen, darzustellen.

Figur 1.



Dorsalansicht des rekonstruierten Vorderarmskeletts eines ca. 5 wöchentl. menschl. Embryos. Linke Extremität. Vgr. 70 ×.

R. Radius
U. Ulna
Pr. styl. u. Proc. styloides ulnae
N. Naviculare
Tr. Triquetrum
M. maj. Multangulum majus.
M. min. Multangulum minus.
C. Centrale carpi
Cap. Capitatum
H. Hamatum
I—V Metacarpalia

Das Lunatum fehlt noch, deshalb besteht eine weite Lücke zwischen den beiden Unterarmknorpeln. M. min. übertrifft an Grösse das M. maj. Metacarpus V steht nur mit dem Tr. in Beziehung, es ist deutlich vom H. getrennt, dem distal Metacarpus IV angegliedert ist.

Von den Knorpeln der embryonalen Hand werden zuerst die Metakarpalknorpel als gesonderte Bildungen sichtbar. Der Carpus ist noch ein ungetrenntes Keimgewebe, das als breiter Gewebszug den Zwischenraum zwischen proximalem Arm- und distalem Fingerskelett ausfüllt. Erst später sind auch in ihm die rundlichen Knorpelzentren zu erkennen.

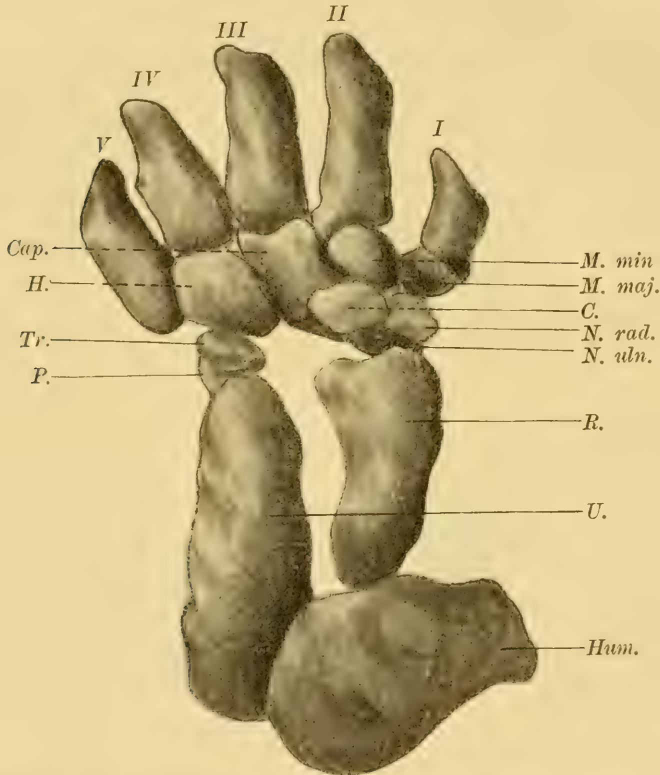
Es macht den Eindruck, als ob in der menschlichen Ontogenese die Anlage der einzelnen Elemente der oberen Extremität durch ein homogenes Blastem derart verbunden wird, dass die Anlage jedes Knorpels als isoliertes Zentrum in einem zusammenhängenden Grundgewebe erscheint.

Vorderarm.

Das knorplige Skelett des Vorderarms besteht aus zwei gut von einander getrennten Anlagen für Ulna und Radius. Die embryonale Haltung der Extremität bedingt es, dass der Radius kranialwärts vor der Ulna liegt. Beide Unterarmknorpel schliessen mit dem primitiven Humerus einen Winkel von etwa 90° ein. Die Anlage des Unterarms ist wegen dieser Flexionsstellung nicht in eine Vertiefung des Humerus hineingepresst, die etwa der späteren Fossa olecrani entsprechen würde, sondern artikuliert mit dem distalen Ende des Humerus dort, wo später die Trochlea zu finden ist (Fig. 2 u. 5). Ebenso wie die Trochlea fehlt auch noch eine dem Capitulum radii analoge Bildung. Das distale Ende der Humerusanlage erhält seine Gestalt durch die sehr stark entwickelten Epikondylen, die beide in ihrer massigen Ausdehnung den Humerus lateral und medial überragen. Die Epikondylen des Humerus stehen an ihrem distalen Ende durch eine nach dem Unterarm gerichtete konkave Einziehung mit der distalen Skelettanlage in Verbindung (Fig. 2). In diese Konkavität ist das primitive Olecranon eingefügt. Während

später der Epicondylus lateralis dem der medialen Seite an Grösse nachsteht, übertrifft er jetzt den ulnaren Epicondylus beträchtlich.

Figur 2.



Dorsalansicht des rekonstruierten Armskeletts eines ca. 6wöchentl. menschl. Embryos. Linke Extremität. Vgr. 70 ×.

Hum. Humerus
N. rad. Naviculare radiale
N. uln. Naviculare ulnare
P. Pisiforme

Betr. der übrigen Zeichen siehe Fig. 1.

Beide Unterarmknorpel sind in ganzer Ausdehnung getrennt. Es fehlt das Lunatum, während das Naviculare aus einem N. rad. und einem N. uln. gebildet wird. M. min. ist immer noch grösser als M. maj. Metacarpus V liegt dem H. seitlich an. Am Metacarpus II ist bereits der proximale Proc. styloides deutlich angelegt.

Auch Henke und Reyher haben schon auf das Fehlen der charakteristischen Humerusgelenkflächen aufmerksam gemacht, indem sie das untere Ende des Humerus mit einem walzenförmigen Körper verglichen. Anscheinend ist ihnen die konkave Einziehung des peripherischen Humerusendes nicht aufgefallen.

Es ist bemerkenswert, dass eine grosse Ähnlichkeit zwischen den primitiven Epikondylen des embryonalen Oberarms und denen des Femur beim Erwachsenen besteht. Die peripherischen Enden des entwickelten Femur und des embryonalen Humerus besitzen eine konkave Einziehung. Auch am Femur ist der eine Epicondylus grösser als der andere, indem der mediale resp. tibiale Epicondylus stark vorspringt.

Der embryonale Epicondylus radialis humeri, der in gleicher Weise wie der Epicondylus medialis femoris kranialwärts gelegen ist, übertrifft an Grösse den Epicondylus ulnaris. Erst mit der allmählich fortschreitenden Aussenrotation des Oberarms nimmt die Volumdifferenz beider Vorsprünge am Humerus ab, sodass schliesslich der Epicondylus medialis grösser geworden ist. Die untere Extremität ist viel konservativer in der Erhaltung ihrer embryonalen Form. Zeitlebens ist hier der kraniale d. h. mediale Epicondylus stärker entwickelt als der kaudale. In gleicher Weise bleibt die Gestaltung des peripherischen Femurendes unverändert. Während durch die Entwicklung der Gelenkfläche für Radius und Ulna am Humerus die distale konkave Einziehung schon bald verschwindet, zeigt das Femur auch im knöchernen Skelett noch jene konkave Fossa intercondyloidea und ihre charakteristische Ähnlichkeit mit dem embryonalen Humerusende unverändert erhalten.

Die Gestalt der Unterarmlage (Fig. 2) ähnelt schon zu Beginn der Entwicklung in unverkennbarer Weise dem Bau des knorpligen und auch des knöchernen Skelettes. Nur das Olecranon ulnae ist noch nicht so stark entwickelt wie später.

Es gleicht etwa dem Oberarm der Reptilien und Amphibien, bei denen bekanntlich dieser Fortsatz der Ulna auch noch nicht die extremen Grade der Ausbildung erreicht zu haben pflegt. Das Olecranon ist wenig auffällig gegen die übrige Anlage der Ulna abgesetzt, geht vielmehr gleich in das plumpe Knorpelskelett peripheriewärts über. Ebensowenig wie schon eine Fossa olecrani zur Ausbildung gelangt ist, kann eine Fossa coronidea am Humerus beobachtet werden. Der Processus coronides geht unmittelbar aus der medialen d. h. kranialen Hälfte des Olecranons hervor und ist in eigentümlicher Weise medianwärts abgebogen. Er erscheint deshalb dem Epicondylus medialis seitlich angelegt.

Die knorplige Anlage des Radius hat wenig Ähnlichkeit mit der Gestalt des knöchernen Skelettteils (Fig. 2). Er ist ein kurzer und gedrungener Knorpel, der proximal in ein schmales kuppelförmiges Ende ausläuft. Diese runde Partie wird später durch eine Einschnürung in das Capitulum radii verwandelt. Nach dem Handgelenk zu verbreitert sich die Radiusanlage.

Anfangs sind die distalen Enden der beiden Vorderarmknorpel etwa gleich voluminös. Erst mit der fortschreitenden Differenzierung bleibt das Ulnaende erheblich hinter der Entwicklung des Radius zurück. Dieses Verhalten ist nicht für den menschlichen Embryo charakteristisch, da Leboucq auch bei den Föten der verschiedensten Säuger die distalen Enden der beiden Unterarmknorpel gleich gross gefunden hat.

Die Differenzierung der Ulna schreitet in der Wachstumsrichtung der Extremität fort. Umgekehrt scheint der Radius in seiner Entwicklung proximalwärts vorzugehen, das Capitulum radii wird viel später ausgebildet als die Gelenkfläche des Radius mit dem Carpus. Beide Unterarmknorpel sind in ihrer ganzen Ausdehnung voneinander getrennt angelegt und berühren sich weder in ihrem proximalen noch distalen Abschnitt. Die Annäherung der beiden Enden beginnt an den Gelenkflächen mit

dem Oberarm, der erst sehr viel später die Berührung der peripherischen Enden folgt.

Das embryonale Verhalten der beiden Skelettanlagen entbehrt nicht der phylogenetischen Vergleichspunkte. So beschreibt Gegenbaur, dass bei einigen Reptilien (Sphenodon) die distalen Enden der beiden Knochen nicht miteinander in Berührung treten. Nach Leche sollen sogar bei einer Reihe grabender insektivorer Raubtiere (Mulle) die plumpen Unterarmknochen in ganzer Länge voneinander getrennt sein.

Obwohl die knorplige Anlage des Unterarmskeletts in ihrer äusseren Konfiguration erheblich von ihrer Gestaltung im fertigen Zustande abweicht, so sind doch charakteristische Krümmungen des knöchernen Skeletts schon zur Zeit der frühsten Ontogenese deutlich ausgebildet. Ebenso wie später die dorsale Krümmung der Ulna weniger prägnant ist als der lateralwärts konvexe Bogen des Radius, ist auch am knorpligen Skelett bereits der Radius stärker gekrümmt (Fig. 2). In der Extremitätenanlage eines Embryos, in dessen Skelettsystem sich eben die knorplige Grundsubstanz abzulagern begann, waren die beiden Unterarmknorpel in exzessiver Weise verbogen, sodass die beiden Knorpelstücke in mehrfachen Wellenlinien distalwärts zum Carpus zogen.

Die embryonale Hand ist anfangs etwa ebenso gross entwickelt wie der ganze übrige Abschnitt der oberen Extremität. Mit Beginn der Differenzierung des Knorpels aus dem mesenchymalen Gewebe kehrt sich dies Grössenverhältnis zu gunsten des Armskeletts um. Wie beträchtlich aber noch in der 6. Woche die Grössenverhältnisse der embryonalen Extremität von denen der entwickelten Gliedmafsen abweichen, illustriert recht anschaulich Fig. 2. Der Metacarpus III ist etwa ebenso lang wie der Radius, während die Ulna nur um $^1/_4$ der Länge grösser ist, eine Differenz, die allein auf Kosten des Olecranon gesetzt werden darf.

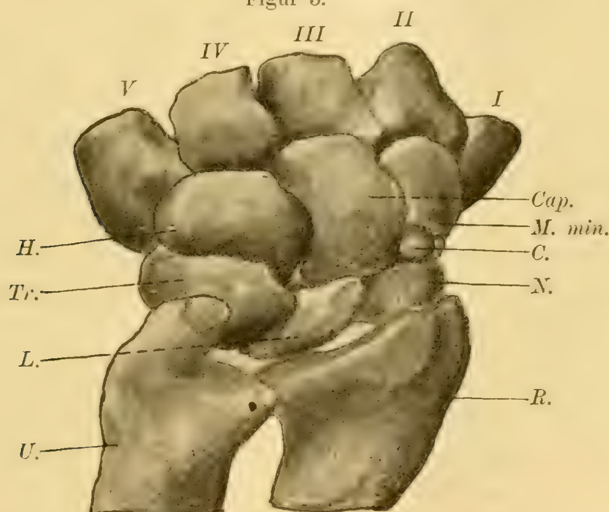
Am Unterschenkel hat Schomburg analoge Verhältnisse beobachten können. Auch hier waren anfangs die Unterschenkelknorpel kaum länger als ein Metatarsalknorpel.

Die Ulna lässt von ihrem distalen, freien äusseren Winkel einen Fortsatz ausgehen, der hakenförmig gekrümmt, allmählich an die Anlage des Triquetrum heranwächst. Nach den Angaben von Thilenius soll er das Triquetrum stets um die Mitte des zweiten Monats erreicht haben. Nach meinen Präparaten scheint dieser Processus styloides ulnae erst später ausgebildet zu sein, ebenso wie auch der Proc. styl. radii ein Produkt der vorgeschrittenen Embryonalentwicklung ist. Er zieht in markant geschwungenem Bogen von der Ulna auf die Dorsalseite des Triquetrum. Die Beziehung des grossen Proc. styl. zum Triquetrum bleibt im postembryonalen Leben bei sehr vielen Säugetieren erhalten. Sie kann sogar so innig werden, dass sich ein gut ausgebildetes Gelenk zwischen dem Hakenfortsatz und der dorsalen Fläche des Triquetrum entwickelt. Die dorsale Lage des Pisiforme am ulnaren Rand des Raubtiercarpus ermöglicht es dem stark entwickelten Proc. styl. uln. gleichzeitig mit dem Triquetrum und dem Pisiforme in Gelenkverbindung zu treten. Diese Tatsache ist für Leboucq der Anlass geworden, auch dem menschlichen Embryo eine analoge Verbindung der drei berührenden Knorpelanlagen zuzuschreiben. Allerdings ist dieser Zusammenhang kein knorpliger, sondern Leboucq beschreibt nur einen embryonalen Gewebszug, der eine Verbindung zwischen dem nicht scharf begrenzten distalen Ende der Ulna und der Anlage des Pisiforme vermittelt.

Leboucq glaubt einen Zusammenhang des embryonalen Proc. styl. mit dem Pisiforme deshalb konstruieren zu dürfen, weil er eine deutliche Verbindung des Hakenfortsatzes mit einem im Handgelenk gelegenen Knorpel beobachtete, der von ihm als ein interartikulärer Teil des Pisiforme angesprochen wird. Eine gewisse Bestätigung für die Hypothese Leboucqs kann man

vielleicht durch die Beobachtung von Thilenius gegeben finden, der nicht selten einen schmalen Teil des Pisiforme zwischen Ulna und Triquetrum eingelagert sah. Ein solches Verhalten des Pisiforme scheint jedoch kein häufiges Vorkommnis zu sein, da ich es in keinem der untersuchten Objekte konstatieren konnte. Auch steht der Gelenkknorpel zwischen Ulna und Triquetrum niemals in Verbindung mit der Anlage des Pisiforme. Wird aber die Deutung des Gelenkknorpels als Teil des Pisiforme verlassen, dann fällt auch die Annahme einer embryonalen Verbindung des Proc. styl. uln. mit dem Pisiforme in sich zusammen; denn der Proc. styl. uln. kann auf anderem Wege nicht mit dem Pisiforme in nähere Berührung gelangen. Das Pisiforme ist nämlich schon auf fast vollendeter Wanderung in die Vola manus begriffen, wenn der Hakenfortsatz die dorsale Fläche des Triquetrum berührt.

Figur 3.



Dorsalansicht des rekonstruierten Handskeletts eines ca. 10 wöchentl. menschlichen Embryos. Vgr. 70 ×.
Betr. der Zeichen siehe Fig. 1.
Proc. styl. ulnae berührt das Triquetrum. Metacarpus V steht sowohl mit Triquetrum als Hamatum in Berührung, er ist noch nicht an seinem bleibenden Platze distal vom Hamatum angelangt.

Mit der fortschreitenden Handentwicklung machen sich an dem Proc. styl. uln. charakteristische Reduktionserscheinungen bemerkbar. Der Fortsatz wird kleiner und erfährt eine stärkere Krümmung proximal- und volarwärts. Dadurch rückt der Styloidfortsatz vom Triquetrum ab und gelangt zwischen Vorderarm und Carpus.

Mit dem Beginn dieser stärkeren Krümmung wird im Handgelenk ein Knorpelkern sichtbar, dessen Auftreten, Lagebeziehungen und Untergang eingehend von Thilenius studiert sind. Thilenius hat den Knorpel Intermedium antebrachii genannt, indem er ihn in Parallele setzte mit einem von Pfitzner beim Erwachsenen gefundenen und so bezeichneten Knochen. Der Knorpelkern ist von ellipsoider Gestalt und liegt mit seiner Längsachse in radio-ulnarer Richtung zwischen Ulna und Triquetrum. Das Intermedium antebrachii ist anfangs frei von jeglicher Berührung mit dem Nachbarknorpel und nur aufgehängt in einem embryonalen Gewebszug, der vom Proc. styl. zum Radius zieht.

Nach den Beobachtungen von Thilenius ist das Intermedium antebrachii häufiger bei jungen Embryonen zu finden. In den letzten fötalen Monaten ist es völlig geschwunden, indem es mit dem Proc. styl. uln. oder dem Gelenkmeniskus verschmilzt. Während Thilenius nur das untergehende Element in nähere Beziehung zum Meniskus bringen will, hat Leboucq, der erste Beobachter, den Knorpelkern als chondrifizierendes Zentrum des Gelenkmeniskus gedeutet.

Es ist sicherlich bemerkenswert, dass das Intermedium antebrachii stets erst dann erscheint, wenn alle übrigen Carpalia schon völlig deutlich als hyaline Knorpel angelegt sind. Mit seiner Differenzierung fällt zeitlich der Beginn der stärkeren Krümmung des Proc. styl. uln. zusammen. Von dem Hakenfortsatz zieht jetzt deutlich ein bandförmiger Streifen embryonalen Zwischengewebes zum ulnaren unteren Winkel des Radius hin.

In ihm tritt der knorplige Kern des sogenannten Intermedium antebrachii auf, der sich gewöhnlich ohne irgendwelche Berührung mit den Nachbarknorpeln auszubilden pflegt. Nur mit der Ulna und dem Radius vermittelt der primitive Gewebsstreif den Konnex, während das Pisiforme in dem Knorpelbildungsprozess keine Rolle zu spielen scheint. Auch zum Lunatum geht nur selten ein zugförmiges Band von dem kleinen Gelenkknorpel hinüber, niemals so konstant, um Leboucq die Berechtigung zu geben, durch diesen und das Lunatum seinen hypothetischen Hauptstrahl zu konstruieren.

Der Gelenkknorpel ist häufig mit dem Radius durch ein bindegewebiges Band verbunden. Statt dieser Bandverbindung sah ich an einem Präparat eine breite Knorpelspange vom Proc. styl. uln. zum Radius ziehen, ohne dass eine Grenze sichtbar war. Im Prinzip bietet ein solcher Vorgang der Verknorpelung im embryonalen Zwischengewebe der Erklärung keine Schwierigkeiten, denn wir wissen, dass histiogenetisch ein inniger Konnex zwischen dem fötalen Blastem und Knorpelgewebe besteht. Schwieriger ist es, den Ausgangspunkt des Verknorpelungsprozesses zu erkennen. Ist in solchem Falle, wie ihn übrigens auch Leboucq beobachtet und abgebildet hat, ein selbständiger oblonger Kern das primäre Gebilde in der Knorpelverbindung des Proc. styl. ulnae mit dem distalen Radiusende gewesen? Gegen einen derartigen Bildungsweg spricht die Beobachtung, dass der Knorpelstreifen zentral keine anders geformten Zellen aufweist als an der Peripherie, der ganze Knorpel ist aus einem homogenen Gewebe zusammengesetzt. Nicht zu erklären würde auch das Fehlen einer scharfen Grenzlinie gegenüber den beiden Unterarmknorpeln sein.

Leboucq trifft ziemlich das Richtige, wenn er den Gelenkknorpel für ein Knorpelzentrum im Meniscus interarticularis erklärt. Es hat tatsächlich mit diesem die Herkunft seines Bildungsmaterials gemeinsam. Der Meniskus sowohl wie das

inkonstante Knorpelstück sind abzuleiten von einem Verbindungszug aus embryonalem Gewebe, der sich zwischen Proc. styl. uln. und Radius ausspannt. Gewöhnlich pflegt dieser in den Meniskus allein umgewandelt zu werden, nur relativ selten gelangt in ihm ein Knorpelkern zur Entwicklung Dass der Knorpelkern nicht identisch mit dem Meniskus ist, geht daraus hervor, dass Thilenius gleichzeitig Meniskus und sein Intermedium antebrachii am embryonalen Skelett hat nachweisen können. Der Meniskus liegt darin stets distal zum Intermedium antibrachii.

Wenn wir den Handgelenksknorpel aus einem embryonalen Blastemzug, der vom Proc. styl. ausgeht, entstehen lassen, so wird auch dadurch leicht die Erklärung gegeben, weshalb die Lage des Knorpelkerns im Gelenk auffallend variiert. Er ist bald mehr dem Radius, bald wieder mehr dem Proc. styl. genähert. Thilenius erklärt diese Varianten mit dem Reduktionsprozess, der in einer Verschmelzung mit dem Hakenfortsatz der Ulna meist seinen Abschluss finden soll. In dem Gewebsstreifen, der von dem Proc. styl. zum Radius zieht, hat sich m. E. dann der zentrale Kern an einer anderen Stelle entwickelt.

Thilenius hat den Beweis geliefert, dass in verschiedenen Tierklassen der Handgelenksknorpel als inkonstantes Element vorhanden ist. Aus dieser Tatsache und dem Vorkommen als gesonderter Knorpel beim menschlichen Embryo zieht Thilenius den Schluss, dass im Intermedium antebrachii »anscheinend der rudimentäre Rest eines phylogenetisch alten Elementes« zu erblicken ist. Abgesehen davon, dass ein inkonstantes Vorkommen in der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklungsreihe noch gar nicht für eine Vererbung aus uralten Zeiten zu sprechen scheint, vertritt neuerdings auch Emery den prinzipiellen Standpunkt, »dass die weitere Differenzierung der Anlage, die gewöhnlich in Kontinuität von der Oberfläche des vorgebildeten Knorpels ausgeht, das eine oder andere Mal infolge irgend welcher Ursachen diskontinuierlich, d. h. durch Bildung neuer

Zentra erfolge«. Ein Beispiel solchen Entwicklungsganges liefert augenscheinlich auch der Knorpelkern im Handgelenk. Er entsteht »als neues Zentrum« in einem Gewebszug, der durch seine Ableitung vom knorpligen Proc. styl. die volle Berechtigung zur Bildung knorpliger Elemente besitzt.

Carpus.

Während die Entwicklung des Skeletts der ganzen Hand bisher nur wenige Bearbeiter gefunden hat, liegen über die Ontogenese des menschlichen Carpus zahlreiche Abhandlungen vor. Dieser Gegensatz wird erklärlich, wenn man die grosse Anzahl Arbeiten über die Entwicklung des Carpus der verschiedensten Wirbeltierarten übersieht, die von Gegenbaur, Born, Wiedersheim, Rosenberg, Bauer, Kükenthal und vielen anderen Forschern herrühren. Sie alle versuchten durch das Studium der Ontogenese niederer Vertebraten, besonders der Reptilien, Vergleichspunkte mit dem Verhalten der höheren Wirbeltiere zu finden. Die Resultate dieser Untersuchungen gaben die Veranlassung, auch den Carpus des Menschen in den Kreis der vergleichenden Betrachtungen einzureihen.

Besonders war es das Centrale, das nach seiner phylogenetischen Würdigung durch Gegenbaur auch in der menschlichen Ontogenese nachgewiesen wurde und der Ausgangspunkt zahlreicher Arbeiten über die Entwicklung des Handskeletts geworden ist. Es erscheint deshalb berechtigt, das Centrale aus der Reihe der übrigen Carpalia herauszunehmen und seine Geschichte kurz zu beleuchten, die uns einen charakteristischen Rückblick auf den Werdegang der embryol. Forschung gestattet.

Im Handskelett fast sämtlicher Mammalia war schon seit langer Zeit ein Knochen gefunden worden, von dessen Vorkommen im menschlichen Carpus nichts bekannt war. Auf die morphologische Stellung des von ihm so genannten Os centrale

hat zuerst Gegenbaur 1864 aufmerksam gemacht. Zwei Jahre später fand Wenzel Gruber, dem wir sehr viele treffliche Beobachtungen auf dem Gebiete der Varietätenforschung verdanken, einen dem Centrale Gegenbaurs analogen Knochen im Carpus eines erwachsenen Individuums. Es ist das Verdienst von Henke und Reyher gewesen, als erste auf das embryonale Vorkommen eines von ihnen richtig erkannten Centrale im menschlichen Carpus aufmerksam gemacht zu haben (1874), dessen genaue Beschreibung aber erst von Rosenberg (1876) geliefert wurde. Später hat dann Leboucq dem Centrale carpi einen grossen Teil seiner Abhandlung über den Säugetiercarpus gewidmet.

Mit Beginn der ersten Differenzierung aus dem homogenen Extremitätenblastem wird gleichzeitig mit dem Gros der übrigen Carpalien auch das Centrale sichtbar. Während einer bestimmten Periode der embryonalen Entwicklung kann man darauf rechnen, distal von der Anlage des Naviculare auch die des Centrale zu finden. Ich möchte das Centrale deshalb nicht wie Thilenius, der es dreimal vermisste, zu den inkonstanten Stücken des embryonalen Carpus rechnen. In sämtlichen Händen aus dem 2. und 3. Monat war es mit absoluter Sicherheit nachweisbar.

Ebenso konstant wie sein Vorkommen ist die Lage des Centrale. Man findet es stets vom Naviculare, den beiden Multangulis und dem Capitatum umlagert, so dass der Name Centrale, der der vergl. Anatomie entlehnt wurde, wohl die phylogenetische Bedeutung dieses Elementes veranschaulicht, aber keineswegs die wirklichen Verhältnisse beim menschlichen Embryo widerspiegelt. Das Centrale erscheint geradezu an die radiale Hälfte des Carpus verschoben (Fig. 1, 2, 3).

Je früher in der Ontogenese man die Anlage des menschlichen Carpus untersucht, um so grösser wird man die Centralia finden. Sie füllen dann noch den ganzen Zwischenraum zwischen distalem Naviculare, Multang. min. und Capitatum aus (Fig. 2).

Das Centrale ist ebenso breit wie das primitive Radiale und reicht auch ebenso weit wie dieses in die Vola manus hinein. Nach Pfitzners Beschreibung soll dagegen das Centrale nicht an dem Mosaik der Volarfläche des Handskeletts beteiligt sein, denn »seine volare Spitze erreicht die Vola selbst, wie es scheint, niemals«. Die dorsale und volare Grenze des Centrale ist abgestumpft und stellt eine rundliche, kolbige Anschwellung dar (Fig. 2). Pfitzner nennt eine Centrale des erwachsenen Menschen mit runder Dorsalfläche ein Centrale mit Orang-Typus. Die Verbindung der beiden Anschwellungen ist gleichsam durch die distal andrängende Knorpelanlage der benachbarten Carpalia proximalwärts vorgewölbt. Das Centrale bedeckt ulnarwärts das Capitatum nicht ganz bis zur Hälfte. Eine Verbindung des Centrale mit den umgebenden Carpuselementen besteht nicht, sondern es ist gegen alle Knorpelanlagen scharf abgesetzt und durch embryonales Gewebe geschieden. Mit dem Lunatum steht das Centrale in keiner Lagebeziehung, denn zur Zeit der frühen Embryonalentwicklung, wo das Centrale noch seine beträchtliche radio-ulnare Ausdehnung besitzt, ist noch keine Lunatumanlage deutlich (Fig. 2). Das Centrale grenzt jetzt mit seinem proximalen Rande an das Naviculare, während ulnar neben diesem ein undifferenziertes Blastem — der Ort für die Entwicklung des Lunatum — die Lücke zwischen Naviculare und Centrale einerseits und Triquetrum anderseits ausfüllt. Man kann deshalb nicht von einem Fortsatz des Centrale reden, der mit einem entsprechenden Vorsprung des Lunatum in Gelenkverbindung treten soll (Leboucq).

Mit der fortschreitenden Skelettentwickelung ändert sich die Gestalt des Centrale in auffälliger Weise, indem sich charakteristische Reduktionserscheinungen bemerkbar machen. Das anfangs in die Vola manus hineinragende Centrale zieht sich aus der Hohlhand auf die Dorsalfläche zurück, und gleichzeitig wird auch seine radio-ulnare Ausdehnung verkleinert, indem

dieser Durchmesser im ähnlichen Verhältnis wie der dorsovolare abnimmt. Durch die Reduktion von der Vola zum Handrücken wird das Centrale niedriger, während die Verkürzung der zweiten Achse zu einer Verschmälerung des jetzt dorsal liegenden Centrale führt. Ausserdem hat das starke Wachstum der benachbarten Knorpel nicht nur eine Vergrösserung des Centrale in proximo-distaler Richtung hintangehalten, sondern direkt eine Schrumpfung dieses Elementes herbeigeführt. Das Centrale ist schliesslich in allen drei körperlichen Dimensionen beträchtlich verkleinert. Die Reduktion von der Hohlhand zum Handrücken verläuft zum Schluss etwas langsamer, so dass das Knorpelelement dadurch die Form eines schmalen, relativ hohen Zylinders erhält, dessen Achse senkrecht zu der Handachse gestellt ist. Die Reduktion von der ulnaren zur radialen Seite hat das Centrale vollends an den radialen distalen Grenzwinkel des Naviculare versetzt (Fig. 3).

Die Form des Centrale ist von den einzelnen Autoren verschieden beschrieben worden, je nachdem sie ihrer Darstellung jüngere oder ältere Entwickelungsstadien zu Grunde gelegt haben.

Ebenso wechselnd sind die Angaben über die Zahl der im embryonalen Carpus des Menschen vorhandenen Centralia. Nach den phylogenetischen Untersuchungen kommt dem Typus des Wirbeltiercarpus ein doppeltes Centrale zu, das bald in der Zweizahl bestehen bleibt, bald zu einem einzigen Centrale verschmilzt. Als Rosenberg das menschliche Centrale eingehend studierte, wies er nachdrücklich darauf hin, dass das von ihm beobachtete Carpale keinen Anhaltspunkt für die Entwickelung aus zwei Elementen in der Ontogenese darbiete. Dagegen gelang es Thilenius in dem embryonalen Carpus zwei nebeneinander liegende Knorpelelemente der zentralen Reihe aufzufinden, von denen das radiale ganz dem typischen Centrale Rosenbergs entsprach, das ulnare dagegen von ihm als Centrale 2 gedeutet

wurde. Thilenius ist nicht nur der einzige, der ein zweites Centrale beschrieb, sondern nach seinen Angaben gelangt auch, allerdings selten, die Anlage eines dritten und sogar eines vierten Centrale zur Ausbildung. Das zweite Centrale wird von Thilenius in Beziehung zu dem Epilunatum Pfitzners gesetzt, da es gleich diesem mit dem Lunatum zu verschmelzen pflegt. Im Gegensatz zu diesem auf dem Handrücken angelegten Carpale hat Thilenius das dritte Centrale in der Vola manus unter dem Lunatum zu finden geglaubt und es mit dem Hypolunatum Pfitzners, das auch Gruber schon vorher verschiedentlich beobachtet hat, verglichen. Das vierte Centrale soll schliesslich wieder dorsal im Carpus liegen und zwar der Ulnarfläche des Lunatum eng angelagert sein.

Pfitzner nimmt für den menschlichen Carpus 2 Centralia in Anspruch, die allerdings nicht neben-, sondern untereinander gelagert sein sollten und von denen »das volare früher und stärker zurückgebildet wird, als das dorsale«. Jene von Pfitzner angenommene Reduktionsrichtung fällt augenfällig mit der Rückbildung des embryonalen menschlichen Centrale zusammen. Auch bei diesem ursprünglich in die Vola manus hineinreichenden Element hat schon Rosenberg ein Schwinden von volar nach dorsal beobachtet. Wir können uns ohne Schwierigkeit vorstellen, dass die mittlere Partie des embryonalen Centrale, die eine schmale Verbindungsbrücke zwischen der volaren und dorsalen runden Endanschwellung darstellt, aus irgend einem Grunde, vielleicht durch übermäfsiges Andrängen des distal gelegenen Capitatum und Multangulum min. vorzeitig dem Untergang verfällt. Durch einen solchen Vorgang werden das volare und das dorsale Ende der vorher gemeinsamen Centrale-Anlage isoliert und imponieren dem Untersucher dann allerdings als zwei getrennte Centralia. Es nimmt aber der Reduktionsvorgang des embryonalen Centrale auch an den Teilprodukten seinen Fortgang, so dass erst das volare und dann das dorsale

Gebilde schwindet. In gleicher Weise wie sich die beiden Centralia Pfitzners auf den gemeinsamen Ursprung zurückführen lassen, können auch die Beobachtungen von Thilenius ihre Erklärung finden. Wird durch irgend ein Moment das Centrale in eine radiale und ulnare Hälfte zerlegt, so muss natürlich auch die dem gesamten Centrale phylo- und ontogenetisch übererbte Tendenz der Reduktion, die zur dorsalen Handfläche fortschreitet, zur Ausführung gelangen. Die Folge ist jetzt ein radiales C_1 und ulnares C_2 auf dem Dorsum manus, die beide aus dem ursprünglich grossen Centrale entstanden sind. Die Absprengung des vierten von Thilenius beobachteten Centrale, das ulnar vom Lunatum gelegen ist, hängt wahrscheinlich mit der Entwicklung des Lunatum zusammen, indem dieses bei seinem Wachstum von dem grossen Centrale eine Portion abzutrennen vermochte. Unterstützt wird eine solche Annahme durch die ontogenetisch späte Differenzierung des Lunatum zu einer Zeit, wo das Centrale schon eine grosse Knorpelanlage repräsentiert.

Ich hatte nicht Gelegenheit, das von Thilenius so bezeichnete Centrale 4 im embryonalen Carpus zu beobachten, dagegen war ein volares und ein ulnares Centrale neben dem typischen radialen Centrale 1 in mehreren Fällen zu sehen. Sie stellten dann gut isolierte rundliche Knorpelanlagen vor. Das Centrale 2 lag stets in der gleichen zur Extremitätenachse senkrechten Ebene mit dem Centrale 1 und erschien gegen dieses nur ein wenig dorsalwärts auf die Höhe der Konvexität des Carpus verschoben. Das Centrale 3 war genau senkrecht unter der ulnaren Hälfte des grossen vorknorpligen Centrale 1 zu finden, das sich jetzt noch bis an die ulnare Grenze des Naviculare ausdehnte. Seine Lage fällt genau mit der von Thilenius in seinem Schema der accessorischen Carpalelemente diesem Centrale 3 zugeschriebenen zusammen; hier wie dort lag es in dem Winkel, der von dem Naviculare, dem späteren Lunatum und dem Capitatum gebildet wird.

Alle diese verschiedenen Centralia sind Zerfallsprodukte des ursprünglich einzigen Centrale carpi, denn die erste Anlage des Centrale ist stets ein einheitlicher Knorpel. Die Befunde von Thilenius beweisen nicht die separate Anlage der vier Centralia, da es sich stets um nicht mehr ganz junge Objekte gehandelt hat, bei denen die ursprünglichen Verhältnisse schon etwas durch die fortgeschrittene Embryonalentwickelung verwischt sind. Denn gerade dass diese Accessoria an Stellen gefunden werden, wo anfangs stets eine einheitliche Anlage, das grosse Centrale, den Zwischenraum zwischen den Carpalelementen ausfüllt, kann nur für eine Abspaltung aus dem primitiven Centrale sprechen.

Auf die enge Zusammengehörigkeit dieser verschiedenen Centralia hat schon Emery hingewiesen, dessen Ausspruch, dass, »wo mehrere Centralia vorhanden sind, dieselben eine zusammenhängende Gruppe bilden«, recht gut in dem oben ausgeführten Entwicklungsmodus seine Unterstützung findet.

Auch Zwick zieht aus den Untersuchungen am Carpus der Amphibien den Schluss, dass ein doppeltes Centrale unbedingt aus dem sekundären Zerfall eines ursprünglich ungetrennten Centrale hergeleitet werden muss, da nur bei älteren Embryonen ein doppeltes Centrale beobachtet werden kann. Gegen die Deutung der verschiedenen Centralia als vollwertige Skelettstücke spricht ausserdem die Beobachtung, dass die »überzähligen Centralia« (Thilenius) in ihrer Anlage von der aller übrigen kanonischen Elemente auffallend abweichen, indem ihre primitive Form niemals die ganze Dicke des embryonalen Handskeletts durchsetzt, sondern stets nur auf die dorsale oder volare Handfläche beschränkt bleibt. Nur das grosse frühembryonale Centrale entspricht den Bedingungen, die Braus an ein typisches Carpale stellt. Ebenso wie alle übrigen Carpuselemente das Handskelett sowohl auf seiner Dorsal- wie Volarfläche zusammensetzen helfen, erstreckt sich auch das Centrale anfangs durch

die ganze Handanlage hindurch. Erst wenn seine Reduktion beginnt, zieht es sich auf die dorsale Handfläche zurück.

Man hat sich lange Zeit vergeblich bemüht, die Vorgänge bei dem Verschwinden des Centrale in der Wirbeltierreihe zu erklären. Cuvier setzt das Centrale in nähere Beziehung zum Capitatum und sieht in ihm einen beim Menschen nicht abgesprengten Teil des Capitatum, wogegen Owen das menschliche Naviculare für eine Kombination aus dem Radiale der niederen Vertebraten und dem Centrale hält. Trotz der Entdeckung des menschlichen Centrale und trotz der Untersuchung dieses Carpale in allen Stadien seines Schwundes ist die alte Streitfrage über den Untergang des Centrale auch jetzt noch nicht der Lösung näher gebracht.

Die ersten Beobachter des menschlichen Centrale, Henke und Reyher, haben auf Grund ihrer Untersuchungen sich der Ansicht Owens und Mivarts angeschlossen, indem sie das Naviculare der späteren embryonalen Epoche aus dem primitiven Radiale, dem Centrale und einem lateral dem Carpus anliegenden Radiale externum zusammengesetzt glaubten. Demgegenüber vertritt Rosenberg in seiner eingehenden Abhandlung eine ganz andere Ansicht. Er hält eine Verschmelzung des Centrale mit dem Radiale für gar nicht erwiesen und redet dafür einem spurlosen Untergang des Centrale das Wort. Da der Raum, den das Centrale ursprünglich eingenommen hat, später durch das Wachstum des Naviculare ausgefüllt wird, spricht er von einem »kompensatorischen Wachstum« des Naviculare. Der schroffe Gegensatz zwischen den Ansichten der ersten Beobachter des embryonalen Centrale ward in der Folgezeit noch mehr verstärkt, als Leboucq nachwies, dass das Centrale mit allen Nachbarknorpeln Verschmelzungen einzugehen pflegt. Vor allem natürlich handelte es sich um Verbindungen mit dem Naviculare, dann aber fand Leboucq auch Verwachsungen mit dem Capitatum und Multang. minus. Alle diese Varianten müssen

sicherlich häufig genug zur Beobachtung gelangen, da auch Thilenius mit seinem reichen Untersuchungsmaterial diese Befunde bestätigen konnte. Andererseits fand Thilenius nicht selten einen Untergang des embryonalen Centrale im Sinne von Rosenberg. Deshalb vertritt sein vermittelnder Standpunkt die Möglichkeit des spurlosen Unterganges sowohl wie der Verschmelzung mit den Nachbarknorpeln.

Thilenius versucht es, Verschiedenheiten in dem Untergang des Centrale durch die Annahme zu erklären, »dass selbst das konstanteste der accessorischen Elemente erheblichen Variationen unterliegt«. Da das Centrale aber nicht unter die Rubrik der accessorischen Elemente im Sinne von Thilenius fällt, so ist auch dieser Erklärungsversuch seines Unterganges nicht aufrecht zu erhalten. Sein konstantes Vorkommen und seine Ausbreitung von der Vola zum Dorsum manus lassen in ihm unbedingt ein »typisches Carpalelement« erkennen. Deshalb muss es genau wie die übrigen Bestandteile des Handskeletts eine ganz charakteristische Ontogenese durchlaufen.

Man kann recht häufig beobachten, dass das embryonale Centrale sich den Nachbarcarpalia anlegt und scheinbar mit diesen ein homogenes Knorpelstück bildet. Ein solcher Befund, der nur in Handskeletten der vorgeschrittenen Embryonalentwickelung erhoben werden kann, wurde immer auf einen Verschmelzungsprozess zurückgeführt. Thilenius hat ganz treffend darauf aufmerksam gemacht, dass das untergehende Centrale jetzt charakteristische Veränderungen durchgemacht hat, die es als dem Untergang verfallen kennzeichnen. Das Fehlen einer perichondralen Grenzzone unterscheidet es von den übrigen bleibenden Knorpeln. Dieser Faktor spielt jedoch in der Beurteilung der vorgeschrittenen Reduktion eine viel geringere Rolle als die auffallende Differenz in der Grösse eines Centrale am Anfang des zweiten Monats gegenüber einem späteren Stadium. Von Beginn seines ersten Auftretens nimmt sein Vo-

lumen stets ab. So veranschaulichen auch die Rekonstruktionen Fig. 2 und 3 sehr treffend dieses Kleinerwerden des Centrale. Beide Male war das Centrale sehr gut von der Umgebung zu sondern, obwohl das Centrale der späteren Zeit in jeder Beziehung seinen nahen Untergang erkennen lässt.

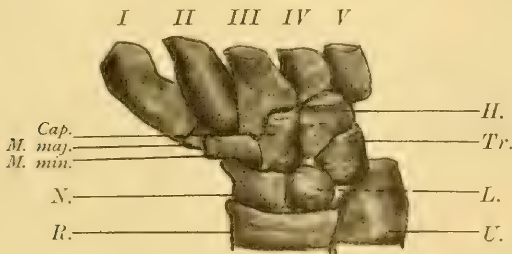
Will man mit Leboucq u. a. den Untergang des Centrale durch eine Verschmelzung mit den Nachbarknorpeln erklären, so müsste die Vereinigung bereits erfolgen, wenn das Centrale noch ein voluminöses embryonales Carpale ist. Nur dann darf von einer Überleitung der Bestandteile des Centrale in die Anlage des resorbierenden Knorpels gesprochen werden. De facto kommt ein solcher Vorgang niemals zur Beobachtung! Mag sich das untergehende Centrale mit dem Naviculare, Capitatum oder Multangulum min. verbinden, immer handelt es sich um ein Centrale, das gegenüber dem ursprünglichen Knorpel ganz beträchtlich verkleinert ist. Das Primäre in dem Untergang ist deshalb stets die Reduktion aus endogener Ursache. Die Umgebung kann keinen Einfluss auf das Centrale ausgeübt haben, weil dieses immer noch allseitig durch ein undifferenziertes Gewebe von den benachbarten Anlagen scharf abgegrenzt ist. Das Centrale der Fig. 3 ist der Überrest des grossen primitiven Centrale und stellt jetzt ein Gebilde dar, das nicht nur relativ, sondern absolut an Umfang abgenommen hat. Auf dem Handrücken noch ein wohlgeformtes, zylindrisches Gebilde, ist es nach der Handfläche in einen schmalen, länglichen Fortsatz aus perichondralen Elementen ausgezogen, der sich dem Naviculare anlegt und mit diesem verschmilzt.

Rosenbergs Ansicht über den Untergang des embryonalen Centrale bleibt deshalb immer noch zu Recht bestehen. Die ontogenetische Vergrösserung des Naviculare wird nicht durch die Verschmelzung mit dem untergehenden Centrale hervorgerufen, da das Naviculare selbst dann in gleicher Weise ausgebildet ist, wenn das Centrale mit einem der anderen Carpalia

verwächst. Es ist unmöglich, dass die Verbindung des extrem reduzierten Centrale mit dem mittlerweile erheblich angewachsenen Naviculare selbst den geringsten Einfluss auf Form und Grösse des Naviculare ausüben kann. Man kann deshalb mit Rosenberg die Volumenszunahme des Naviculare als »kompensatorisches Wachstum« bezeichnen, da das Naviculare erst dann mit seinem exzessiven Wachstum einsetzt, wenn das Centrale der Reduktion verfällt.

Die kompensatorische Vergrösserung des Naviculare beginnt an seiner volaren Fläche, weil auch das Centrale zuerst in seinem volaren Abschnitt reduziert wird. In dem Maſse wie die Rückbildung des Centrale dorsalwärts fortschreitet, nimmt die Vergrösserung des Naviculare zu, so dass die Ausbildung des Naviculare an seiner dorsalen Fläche ihren Abschluss findet (Fig. 4).

Figur 4.



Dorsalansicht des rekonstruierten Handskeletts eines ca. 11 wöchentl. menschl. Embryos. Rechte Hand. Vgr. 35 ×.

Betr. Zeichen siehe Fig. 1.

Das Centrale ist völlig der Reduktion anheimgefallen, während der Proc. styloid. uln. noch gut entwickelt ist. Metacarpus V liegt bereits distal vom Hamatum und berührt das Triquetrum nicht mehr.

Von allen Knochen des bleibenden Carpalskeletts ist die Ontogenese des Naviculare am besten durchforscht worden. Die grosse Rolle, die das Naviculare bei dem Untergang des Centrale zu spielen bestimmt ist, ist naturgemäſs für die Kenntnis des embryonalen Naviculare ausserordentlich nützlich gewesen.

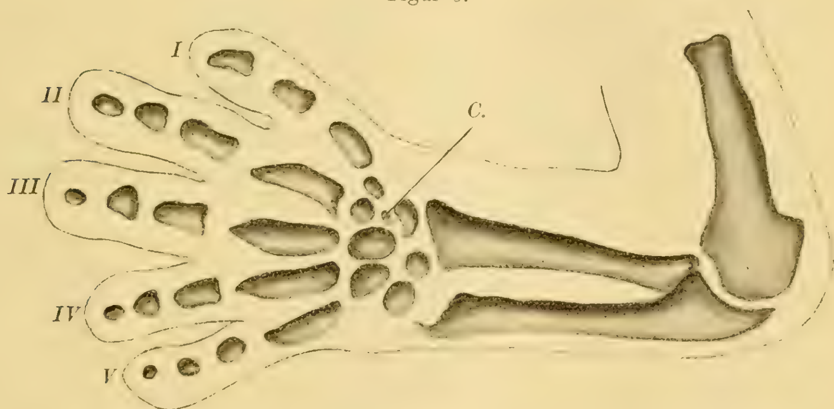
In den vgl. anatomischen Arbeiten aus der Mitte des letzten Jahrhunderts und vor allem aus jener Epoche, die unter dem geistigen Einfluss Gegenbaurs stand, wird das Naviculare im menschlichen Carpus mit dem Radiale der niederen Vertebraten in Homologie gesetzt. Demgegenüber wurde von den embryologischen Untersuchern fast immer das Naviculare als ein aus mehreren Bestandteilen kombiniertes Carpalelement angesehen. Schon Henke und Reyher führten das ausgebildete Naviculare auf drei Einheiten zurück. Nach ihren Untersuchungen hat zwar das Radiale Gegenbaurs den Löwenanteil an dem Naviculare des Knochenskeletts, doch lassen sie auch das Centrale carpi und einen selten vorkommenden Knorpelkern, das Radiale externum, an seiner Zusammensetzung mithelfen. Alle späteren Untersucher, die einer Verschmelzung des Centrale mit dem Radiale das Wort reden, folgen hierin den ersten Beobachtern. Nur Rosenberg, der bekanntlich das Centrale spurlos verschwinden lässt, ist wohl der einzige, der das Naviculare ohne Einschränkung dem Radiale an die Seite stellt. Da ich mich im Prinzip Rosenbergs Ansichten über den Untergang des Centrale angeschlossen habe, folge ich diesem Forscher auch in der Deutung des Naviculare. Ich halte das Naviculare carpi beim Menschen für homolog dem Radiale carpi der Wirbeltiere, um so mehr als die Form des knorpeligen Naviculare kurz nach seiner Umbildung aus der vorknorpeligen Anlage ganz dem Radiale der niederen Vertebraten entspricht (Fig. 5 und 6).

Erst mit der vorgeschrittenen Ausbildung der Knorpelanlagen im menschlichen Handskelett wird die Gestalt des embryonalen Naviculare der fertigen ähnlich. Das Element geht aus dem phylogenetischen Radiale-Stadium in das Naviculare-Stadium über.

Seit Serres sowie Rambaud u. Renault am knorpeligen Naviculare sehr junger Kinder zwei Ossifikationszentren nachweisen konnten, ist es häufig gelungen, auch im knöchernen

Skelett die Trennung des Naviculare in zwei Hälften zu beobachten. Die postembryonale Zweiteilung entspricht einem charakteristischen Verhalten des Naviculare in der ersten Zeit der Ontogenese. Denn das Naviculare zerfällt beim menschlichen Embryo in zwei Hälften, welche nebeneinander liegen und von denen die radiale jenen Teil des Naviculare darstellt, aus dem sich später die Tuberositas navicularis entwickelt. Die schmale Trennungslinie, die in der Richtung der Längsachse der Extremität durch das Naviculare zieht, scheidet ein kleineres Naviculare ulnare von einem grösseren Naviculare radiale (Fig. 2).

Figur 5.



Dorsalansicht der linken oberen Extremität eines ca. 7 wöchentl. menschl. Embryos. Methylenblau-Cedernholzöl-Balsam.

Die Vorderarmknorpel sind in spitzem Winkel zum Humerus gestellt. Die Ulna trägt einen gut entwickelten Proc. styl. Im Carpus ist ein winziges Centrale (C) sichtbar. Sämtliche Metacarpalknorpel konvergieren nach einer Achse, die zwischen dem 2. und 3. Finger gelegen ist. Am Metakarpalknorpel des 2. Fingers ist ein Proc. styloid. deutlich ausgebildet.

Diese Längslinie fällt zusammen mit jenem von Thilenius beschriebenen »Streifen dicht gelagerter Kerne«, der vom freien Rande des distalen Radiusende an der radialen Längsfläche des Capitatum entlang zieht. Jene Gerade wird unterbrochen durch die Anlage des Centrale. Beide Hälften verschmelzen schon

früh miteinander, und zwar in der Weise, das der Verbindungsprozess in der Vola manus beginnt und von hier aus dorsalwärts fortschreitet. Eine oberflächliche Einschnürung des verschmolzenen Naviculare ist noch während einer langen Entwicklungsdauer Zeuge jener frühen ontogenetischen Zweiteilung. Im gleichen Sinne ist auch die Beobachtung von Thilenius zu deuten, der ebenfalls die Anlage zweier Knorpelzentren für das embryonale Naviculare sah, aber wegen des Fehlens eines getrennten Centrale Zweifel an der Identität der beiden Teilprodukte mit dem Naviculare hegt.

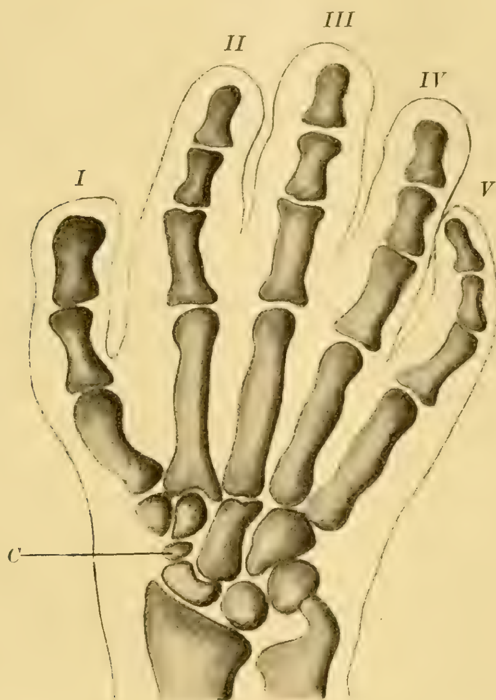
Die Entstehung des Naviculare aus zwei getrennten Knorpelanlagen ist dem menschlichen Carpus nicht minder eigentümlich als dem Handskelett der höheren Vertebraten, so dass sie der Anlass für den Ausspruch v. Bardelebens werden konnte: »Das Naviculare zerfällt bei den Säugetieren allgemein in einen radialen Teil, Tuberositas, und den Rest, der vielfach ausser dem Radiale ein Centrale enthält«.

Das Lunatum ist dasjenige Element, dessen Anlage als letzte in der Ontogenese des menschlichen Carpus erscheint. Der Raum zwischen Naviculare und Triquetrum wird stets noch von einem undifferenzierten mesenchymalen Gewebe ausgefüllt, wenn schon die knorpeligen Anlagen sämtlicher übrigen Carpusbestandteile deutlich sichtbar geworden sind (Fig. 1, 2). Das menschliche Lunatum entwickelt sich als selbständige, fast kreisrunde Anlage intensiv gefärbter Zellkerne, das keine Beziehung zu den Nachbar-Elementen unterhält. Eine Trennung in zwei Hälften, wie sie v. Bardeleben schildert, habe ich nicht beobachten können.

Die Lokalisation der Anlage ist nie anders als in der gleichen Reihe mit den übrigen proximalen Carpalia zu finden; es reicht von dem rundlichen, knorpeligen Gebilde kein Fortsatz in den weiten Zwischenraum der beiden Unterarmknorpel hinein.

Diese Beobachtung ist deshalb von so grosser Wichtigkeit, weil Gegenbaur das Lunatum der Mammalia in Homologie gesetzt hat mit dem Intermedium der Amphibien, jenem Knochen des Carpus, der hineinragt »zwischen die beiden mit ihren

Figur 6.



Dorsalansicht der rechten Hand eines ca. 10 wöchentl. menschlichen Embryos. Methylenblau-Cedernholzöl-Balsam.

Der stark geschwungene Proc. styl. uln. steht mit der Dorsalfläche des Triquetrum in Berührung. Im Carpus, dessen Elemente bereits näher aneinander gerückt sind, persistiert noch ein Centrale (C). Am Metacarpus II ist ein langer ulnarer Fortsatz entwickelt.

distalen Enden divergierenden Vorderarmknochen«. Diese Homologisierung ist der Anlass gewesen, dass Gegenbaur das Lunatum dem Vorderarmskelett zurechnet und erst sekundär zu einem Carpuselement werden lässt. Die Beziehung des

Intermedium zu den Carpalia kann soweit gedeihen, dass es mit dem Ulnare oder Radiale zu einem Element verschmilzt. In der menschlichen Ontogenese ist das Lunatum immer nur als isolierter Knorpel angelegt (Fig. 3, 4, 5). Allerdings beschreibt Leboucq, der zuerst die zeitliche Differenz in der Entstehung des embryonalen Lunatum gegenüber den anderen Carpalien beobachtet hat, »une traînée de tissu squelettogène«, das von dem noch nicht knorpelig differenzierten Lunatum zur Ulna herüberzieht, aber als eine wirkliche knorpelige Verbindung analog einem Intermedium der Amphibien darf dieser Befund wohl nicht gedeutet werden.

Das Intermedium der menschlichen Ontogenese steht der Anlage des Radius viel näher als der Ulna. Ebenso wie im Carpus des Erwachsenen liegt das Carpalelement auch beim Fötus stets unmittelbar vor dem Radius (Fig. 5). Zur Zeit seiner Differenzierung wird es proximalwärts zur Hälfte vom Radius begrenzt, während die ulnare Hälfte gegen den offenen Zwischenraum der beiden Unterarmknorpel schaut. Mit dem distalen Ende der Ulna steht das Lunatum in keiner Beziehung, es liegt nicht entsprechend der Rekonstruktion Hagens gegenüber diesem Knorpel.

Die zeitlich verzögerte Differenz des Lunatum ist nicht nur eine Eigentümlichkeit der menschlichen Ontogenese. Auch Emery fand bei Embryonen aus der Klasse der Marsupialer, dass das Lunatum in seiner Ausbildung meist den übrigen Handknorpeln hinterdrein zu folgen pflegt.

Ebenso wie es in der Embryonalentwicklung eine kurze Periode gibt, während der die Carpusanlage noch kein Lunatum enthält, so gibt es auch eine grosse Tierklasse, in deren Handskelett das Intermedium vergebens gesucht wird. Wenn auch der Gegenbaursche Satz: »es fehlt den Sauriern das Intermedium schon von Anfang an« durch spätere ontogenetische Untersuchungen von Born, Mehnert und Baur eine Ein-

schränkung erfahren hat, so bleibt die Tatsache doch für eine Anzahl Saurierarten immer noch bestehen.

In der Ontogenese des menschlichen Lunatum ist keine Spur von seiner phylogenetischen Bedeutung mehr zu erkennen, aus der man entnehmen könnte, dass dieses Element vom Vorderarm distalwärts in den Carpus gewandert ist. Das Lunatum entwickelt sich stets aus einer selbständigen Anlage, die keine Beziehung zum Vorderarmskelett besitzt. Auch unterscheidet es sich von den Unterarmknorpeln hinsichtlich des Zeitpunktes seiner ontogenetischen Differenzierung. Die Zugehörigkeit des Lunatum zum Vorderarm müsste eine zeitliche Koinzidenz ihrer Knorpelanlagen bedingen. Deshalb wird durch die auffallend späte Differenzierung des embryonalen Lunatum ein scheinbar unüberwindlicher Widerspruch geschaffen. Dieser wird aber beseitigt, wenn wir bedenken, welch lange Wanderung das Intermedium hinter sich hat, bis es vom Vorderarm in den Carpus gelangt ist. Während alle übrigen Carpalien an ihrem endgültigen Platze zur Anlage gelangen, muss das Lunatum erst den beträchtlichen Weg bis zum Carpus herab zurücklegen, so dass dadurch sein spätes Auftreten in der menschlichen Ontogenese verständlich wird. Von dem Wanderungsprozess selbst legt allerdings die Ontogenese kein Zeugnis mehr ab, das Lunatum entsteht immer an seinem bekannten Platze in der proximalen Carpalreihe.

Noch weniger aber ist der Ontogenese ein Beweis für die Hypothese von Pfitzner und Thilenius zu entnehmen, die in dem Intermedium antibrachii, einem winzigen Knorpelelement zwischen Ulna und Triquetrum, den Rest des dritten Vorderarmknochens sehen wollen.

Gleich den übrigen Knorpelanlagen der proximalen Carpalreihe steht auch das Triquetrum bei seiner Differenzierung aus dem embryonalen Mesenchym hinter den Elementen der distalen Carpalreihe beträchtlich an Grösse zurück (Fig. 1, 2, 5).

Eine zeitliche Differenz in der Entstehung des Triquetrum gegenüber den anderen, zuerst auftretenden Knorpelkernen scheint dagegen nicht vorhanden zu sein. Der Knorpel des Triquetrum liegt genau dem distalen Ende der Ulna gegenüber und besitzt eine annähernd ellipsoide Gestalt. Der grösste Durchmesser des Ellipsoids ist etwa im Winkel von 60° gegen die Längsachse der Handanlage geneigt. Das Triquetrum zieht also von der proximo-radialen zur distal-ulnaren Ecke.

Das Triquetrum bleibt nicht lange die winzige Knorpelanlage des embryonalen Handskelettes. Es teilt mit dem Naviculare die Eigentümlichkeit, dass es als relativ kleiner Knorpel sichtbar wird und dann sehr schnell zu dem voluminösen Gebilde heranwächst (Fig. 3, 4, 6). Am Anfang des dritten Monats hat das knorpelige Element bereits eine beträchtliche Grösse erreicht, ein Umstand, den v. Bardeleben in vollauf berechtigter Weise hervorgehoben hat. Während aber v. Bardeleben diese Grössenentwicklung bereits in den Anfang des zweiten Monats verlegt, möchte ich lieber den Kulminationspunkt der Ausbildung dem dritten embryonalen Monat zuschreiben. Die Vergrösserung des Elementes macht sich anfangs ausschliesslich in distaler Richtung bemerkbar, erst später wird auch die Lücke zwischen ihm und dem Lunatum ausgefüllt. Durch die vorwiegend distalwärts gerichtete Wachstumsrichtung wird das Triquetrum ein wenig auf die ulnare Fläche des proximal ihm anliegenden Hamatum verschoben und so dem Metacarpalskelett genähert.

Die Anlage des Triquetrum ist nach meinen Präparaten zu jeder Zeit der Entwicklung eine einheitliche, eine Entstehung aus zwei getrennten Zentren habe ich ebensowenig wie v. Bardeleben beobachten können. Dagegen gelang es Giovanni Perna kürzlich, eine getrennte Anlage des Triquetrum in der menschlichen Ontogenese aufzufinden. Die beiden isolierten Zentren verschmelzen nach Perna sekundär zu dem einheitlichen

Carpale. Die ulnare Hälfte dieses Elementes homologisiert Perna mit dem Os trigonum Bardeleben.

Die Streitfrage über die Deutung des Pisiforme als primäres Carpale ist vorwiegend mit den Argumenten der vergl. Anatomie ausgefochten worden. Ebenso wie schon Vesalius, der das Pisiforme wegen seines postembryonalen Verhaltens als Sesambein ansah, hielt auch Gegenbaur anfangs das menschliche Pisiforme für ein Sesambein in der Sehne des Flexor carpi ulnaris. Erst auf Grund seiner zahlreichen vergl. Untersuchungen modifizierte Gegenbaur später seine Auffassung, und es trat an die Stelle der Sesambein-Hypothese die Theorie des ulnaren Randstrahles. Diese durch die vergl. Anatomie geschaffene Hypothese ward in prägnanter Form durch die ontogenetischen Untersuchungen Leboucqs bestätigt. Leboucq beobachtete beim menschlichen Embryo, dass das Pisiforme ursprünglich relativ stärker entwickelt ist, als man es im knöchernen Skelett zu finden gewohnt ist. Nur niedere, bezw. paläontologische Vertebraten zeichnen sich durch eine analoge Entwickelung des Pisiforme aus. Die Untersuchungen Leboucqs beweisen ganz eindeutig, dass wir im Pisiforme kein Sesambein im Sinne der anatomischen Auffassung sehen dürfen. Völlig unabhängig von der Anlage des M. flexor carp. ulnaris differenziert sich der Vorknorpel des Pisiforme und zeichnet sich schon durch relativ markante Entwicklung zu einer Embryonalepoche aus, wo von einer deutlichen Differenzierung der Muskulatur noch nicht die Rede sein kann. Nach Leboucqs Beobachtungen bildet sich das Pisiforme in seiner primitiven Gestaltung früher aus, als die Anlage des Fl. carpi ulnaris in den proximalen Muskelbauch und die distale sehnige Insertion gesondert ist.

Das Pisiforme erscheint im embryonalen Carpus nicht zugleich mit den übrigen Carpalelementen. Es entsteht später als das Triquetrum, ist andrerseits aber schon gut ausgebildet,

wenn das Lunatum nur als eine mesenchymale Gewebspartie die Lücke zwischen Naviculare und Triquetrum ausfüllt. Das Pisiforme entwickelt sich an der ulnaren Seite des Triquetrum und liegt als ein grosses, längliches Element unmittelbar der Anlage des Triquetrum an (Fig. 2). Beide primitiven Knorpel trennt allein eine dünne Schicht mesenchymalen Blastems. Das Pisiforme wandert während der Ontogenese von dem unteren Rande des Triquetrum auf dessen volare Fläche über.

Das Pisiforme hat aber nicht nur mit dem Triquetrum, sondern auch mit der Ulna selbst enge Lagebeziehungen gemein. Zwar besteht keine Verbindung mit der Ulna durch den Proc. styl. ulnae, sondern das Pisiforme reicht soweit proximal, dass es die breite distale Fläche der Ulna berührt (Fig. 2). Der Proc. styl. ulnae ist anfangs, wenn das Pisiforme lateral dem Handskelett anliegt, noch nicht ausgebildet. Er wird erst deutlich angelegt, wenn das Pisiforme schon mitten auf dem Marsche in die Vola manus begriffen ist. Selbst dann, wenn das Pisiforme am Ziel seiner Wanderung angelangt ist, steht die proximale Fläche noch in Berührung mit der Ulna. Trotzdem Pisiforme und Ulna zusammenstossen, reicht aber kein Fortsatz des Pisiforme in den Zwischenraum zwischen Ulna und Triquetrum hinein, der der Beschreibung L e b o u c q s entspräche. Ich kann die Vermutung nicht von der Hand weisen, dass L e b o u c q irrtümlich einen Fortsatz des Pisiforme zwischen Unterarm und proximaler Carpalreihe angenommen hat, der nichts anderes ist, als der proximale Teil des Pisiforme und der nur durch die Schnittrichtung als ein interartikulärer Ausläufer des Pisiforme erscheint. Es gibt in Schnittserien zuweilen Bilder, die der L e b o u c q schen Auffassung Recht zu geben scheinen und erst nach Anfertigung einer körperlichen Rekonstruktion den wahren Sachverhalt aufdecken.

Kurze Zeit nachdem das Pisiforme an seinem bleibenden Platze in der Vola manus angelangt ist, rückt es von der vo-

laren Fläche der Ulna ab. Der oblonge Knorpel, dessen Längsachse mit der der Hand zusammenfällt, zieht sich langsam weiter distal zurück und nimmt erst spät die rundliche Form des knöchernen Pisiforme an.

Thilenius beschreibt unter dem Namen Ulnare antebrachii ein embryonales Element, das Pfitzner mit Rücksicht auf die Untersuchungen der Varietäten am menschlichen Skelett als Pisiforme secundarium bezeichnet hat. Dieser Knorpel liegt nach des ersten Autors Angaben volarwärts vom Proc. styl. und zwischen Ulna und Pisiforme. Wenn schon die Angaben Pfitzners, der das Element mit dem Pisiforme verschmelzen sah, unsere Aufmerksamkeit auf die etwaigen genetischen Beziehungen der beiden Knochenanlagen lenken, so muss um so mehr die embryonale Gestalt und das Verhalten des Pisiforme den Schluss erlauben, dass dieser zuweilen beim Embryo wie beim ausgebildeten Menschen isoliert auftretende Knorpel oder Knochenkern nichts weiter als ein Teil des anfangs länglich geformten Pisiforme ist. Wir haben hier den Rest des ursprünglich proximalwärts bis zur Ulna reichenden Pisiforme vor uns, der die Fühlung mit dem von der Ulna abrückenden Knorpel verloren und seinen Zellkomplex aus dem knorpligen Stadium in die knöcherne Modifikation hinübergerettet hat.

Die Knorpelanlagen der distalen Carpalreihe stimmen mit den proximalen Elementen des Handskeletts in der Eigentümlichkeit überein, dass der Zeitpunkt des Entstehens und der Grad der Entwicklung für jeden einzelnen Knorpelkern verschieden ist. In der distalen Carpalreihe überwiegt von vornherein die Entwicklung der Knorpel des Hamatum und Capitatum über die Anlage der beiden radial von ihnen gelegenen Knorpelkerne. Capitatum und Hamatum sind sogar so sehr entwickelt, dass sie auch die Knorpel der proximalen Carpalreihe an Grösse übertreffen. Ausserdem nehmen die Carpalia der distalen Reihe im knorpeligen Stadium von dem ulnaren

Rande des Handskeletts zur Radialseite an Grösse ab. Deshalb ist das embryonale Multangulum maj. das kleinste Element in der zweiten Carpalreihe.

Das Multangulum majus (Fig. 1, 2) ist, wie schon erwähnt, kleiner als die übrigen Elemente der gleichen Reihe. Es erinnert in seiner äusseren Gestaltung fast gar nicht an die charakteristische Form des knöchernen Carpale. Erst mit dem weiteren Wachstum wird das ursprünglich zylindrische Element (Fig. 2) in jenes breite, an Vorsprüngen reiche Multangulum maj. umgewandelt. Das Multangulum maj. liegt von sämtlichen Carpalien am weitesten radial und vermittelt allein die Verbindung zwischen Daumen und Carpus. Es wird medial vom Naviculare, Centrale und Multang. min. begrenzt. Da später der erste Finger aus der extremen Abduktionsstellung in eine ebenso extreme Adduktionsstellung übergeht, macht auch das Mult. maj. die Wanderung mit, es rückt von der radialen Seite des Carpus mehr auf dessen volare Fläche.

Die geringe Grösse des Multang. maj. ist eine Folge der späten Genese des Knorpels. Seine Anlage wird erst deutlich, wenn die beiden ulnaren Carpalia schon bedeutende Dimensionen erreicht haben.

Das Wachstum des knorpeligen Multang. maj. spielt sich so schnell ab, dass es die Grösse des Multang. min. nicht nur bald erreicht, sondern allmählich sogar bedeutend überflügelt hat. Erst dann, wenn es etwa dem Multang. min. an Umfang gleich geworden ist, verändert sich seine äussere Form. Es wird jene charakteristische distale Gelenkfläche geschaffen, die in ihrer tiefen Konkavität den proximal konvexen Gelenkkopf vom Metacarpale I artikulieren lässt.

Das Multangulum minus ist in seiner ersten Anlage nur ein wenig charakteristisches rundliches Knorpelelement. Es ist früher differenziert als das Multang. maj. und deshalb anfangs

auch grösser als dieses (Fig. 1, 2, 5). Die Form des Multang. min. ändert sich im Laufe der Embryonalentwicklung nur wenig. Erst durch das Andrängen der benachbarten Handwurzelknorpel wird seine Anlage in radio-ulnarer Ausdehnung komprimiert. Da der Druck aber hauptsächlich auf die volare Hälfte des Elements ausgeübt wird, erscheint vor allem die am Mosaik der Vola manus beteiligte Portion des Carpale benachteiligt. Während nämlich die ganze volare Fläche des Multang. min. anfangs mit konvexer Rundung die Volarfläche des Handskeletts zusammensetzen hilft, ragt später nur eine schmale Knorpelfirste in die Vola hinein. An der Formveränderung ist zum grössten Teil das Multang. maj. schuld, da es durch seine fortschreitende Entwicklung das benachbarte Multang. min. überwuchert und ulnarwärts gegen die Anlage des Capitatum drängt. Eine unvollkommene Trennung des Multangulum maj. und min., wie sie Hagen beobachtet haben will, konnte ich trotz der Untersuchung wesentlich jüngerer Skelettanlagen nicht konstatieren. Beide Knorpel entstehen völlig unabhängig von einander, und jeder von ihnen steht mit nur einem Metacarpal-Knorpel in Verbindung. Auch ist unverständlich, weshalb in dem Modell Hagens die beiden Multangula auf der Dorsalseite des Carpus nicht zu sehen sind.

Das Capitatum und das ihm ulnar angelagerte Hamatum sind diejenigen Elemente des embryonalen Carpus, welche zuerst als Knorpel differenziert werden. Wenn der Name Centrale carpi demjenigen Skelettelemente des embryonalen Carpus beigelegt werden sollte, das vermöge seiner rein zentralen Lage und alle übrigen Knorpel übertreffenden Entwicklung gleichsam das Krystallisationszentrum des Carpus darstellt, so würde eine solche Bezeichnung vor allem dem Capitatum zukommen. Von Beginn der Ausbildung isolierter Knorpelzentren fällt immer die Anlage des Capitatum durch ihre beträchtliche Grössenausdehnung und die charakteristische Gestalt auf (Fig. 5). Das

Capitatum reicht als ein einheitliches ungetrenntes Element vom Metacarpus III distal bis fast an die untere Grenzfläche des Radius und lässt nur wenig freien Raum für die später auftretende Anlage des Lunatum. Der radiale proximale Rand des Capitatum ragt nicht so weit proximalwärts vor, weil hier Naviculare und Centrale die Ausdehnung des Capitatum eindämmen (Fig. 2).

Alle Capitata der knöchernen Handskelette haben mit den frühesten embryonalen Anlagen die Eigentümlichkeit gemein, dass die proximale Hälfte des Capitatum stets eine konvexe Oberfläche aufweist. Die distale Hälfte unterliegt dagegen erheblichen Variationen. Aus der Reihe von Zeichnungen, in denen Thilenius knöcherne Capitata nebeneinander gestellt hat, geht neben der Konstanz der proximalen Gelenkflächen nicht minder deutlich die individuelle Differenz der mit dem Metacarpus artikulierenden Flächen hervor. Deshalb ist es unerklärlich, dass Hagen an seinem Rekonstruktionsmodell ein Capitatum von auffallend kleinem Volumen zur Darstellung bringt, dem die typische konvexe Oberfläche an seinem proximalen Ende völlig abgeht. Denn weit jüngere embryonale Skelette lassen immer schon die charakteristische Gestalt und Grösse des Capitatum erkennen (Fig. 1 und 2).

Die distale Fläche des embryonalen Capitatum variiert bedeutend weniger als die des knöchernen Carpale, denn sie erscheint fast konstant gerade abgeschnitten. Distale Fortsätze, die vom Körper des Capitatum ausgehen, gelangen an frühen Entwicklungsstadien nie zur Beobachtung. Treten sie überhaupt am knorpligen Carpal-Element auf, so sind sie nur ein Produkt später fötaler Ausbildung. Die seitlichen Flächen verlaufen in leicht geschwungenen Linien, die radiale mit einer konvexen Krümmung, während die ulnare Grenze immer leicht konkav eingezogen erscheint (Fig. 3).

Der Breitendurchmesser des Capitatum nimmt im Verhältnis zu dem des Triquetrum allmählich ab. Dadurch macht das Capitatum später einen schmäleren und mehr in die Länge gezogenen Eindruck (Fig. 6).

Das Capitatum legt sich von Anfang als ein homogenes ungeteiltes Element an. Eine quere Trennungslinie, die nach v. Bardeleben den proximalen runden Kopf von dem distalen, angeblich »eigentlichen Carpale« trennt, war an meinen Präparaten nicht zu konstatieren.

Das Capitatum des Menschen ist demnach nicht ähnlich dem analogen Carpale bei Perameles obesula, an dessen Handskelett nach Emery der Kopf des Capitatum vom Körper des übrigen Elementes losgelöst und mit dem Intermedium verschmolzen sein soll.

Das Hamatum unterscheidet sich dadurch von allen übrigen distalen Carpalien, dass es das einzige Element ist, das gleichzeitig mit zwei Metacarpalknorpeln in ausgedehnte Gelenkverbindung tritt. Sonst gilt bekanntlich das Prinzip im Wirbeltiercarpus, dass jeder Metacarpus ein distales Carpale für sich erhält. Am durchsichtigsten ist in dieser Beziehung der Carpus der Amphibien und Reptilien gebaut, bei denen für die fünf Mittelhandknochen auch fünf Carpalia die Vermittlung von Carpus und freien Fingerstrahlen übernehmen. Da den Säugern ein fünftes distales Carpale fehlt, sieht die vergl. anatomische Forschung in dem ungetrennten Hamatum das Verschmelzungsprodukt zweier getrennt angelegter distaler Carpalknochen. Trotz zahlreicher Bemühungen ist es bislang aber nicht möglich gewesen, in der Ontogenese die Entstehung des Hamatum aus zwei isoliert angelegten Knorpelzentren zu beobachten. Man fand immer nur eine einzige Anlage des Hamatum.

Trotz der negativen Befunde in der Ontogenese hat man auch für den menschlichen Carpus fünf distale Carpalia in An-

spruch genommen und die Verschmelzung der beiden ulnaren Elemente in eine Zeit verlegt, zu der alles Gewebe noch so wenig differenziert ist, dass der Verbindungsvorgang sich der Beobachtung entzieht. Eine solche Hypothese ist ganz unnötig, wenn wir die Doktrin einer nahen Verwandtschaft des Amphibien- und Säugetiercarpus nicht als völlig unerschütterlich gelten lassen.

Obwohl das Hamatum schon in der frühesten Ontogenese als auffallend grosser Knorpel angelegt ist, besitzt es noch nicht die charakteristische Gestalt des fertig entwickelten Carpale. Das Fehlen des Hamulus bedingt im Verein mit dem Mangel jeglicher seitlicher Prominenzen eine ausgesprochen rundliche Form (Fig. 1, 2). Statt eines ulnaren spitzen Winkels wird das primitive Hamatum durch eine ebene Fläche begrenzt (Fig. 3). Das vorknorplige Hamatum ist relativ schmäler als das Carpale der späteren Embryonalentwicklung, so dass es nur wenig die Grösse des Kopfes vom Metacarpus IV ulnarwärts überragt. Es kann daher an diesem Carpalelement nur die Gelenkfläche des vierten Metacarpus Platz finden. Der Metacarpus V ist von der distalen Fläche des Hamatum ausgeschlossen und steht nur mit seiner ulnaren Grenze in Berührung.

Da während der ersten Anfänge der Embryonalentwicklung nur der Metacarpus IV der Anlage des Hamatum distal anliegt, so kann das Hamatum allein als ein diesem Mittelhandknochen entsprechendes Carpale angesehen werden. Das Hamatum ist deshalb nicht aus zwei Carpalia im Sinne Gegenbaurs zusammengesetzt, sondern, wie auch Leboucq stets hervorgehoben hat, ist einzig einem Carpale IV homolog.

Das Hamatum liegt, obwohl es doch das letzte Element der distalen Carpalreihe ist, niemals ganz am ulnaren Rande der Handskelettanlage. Das Triquetrum ragt stets etwas weiter lateral als das Hamatum. Dies Verhältnis ist schon in der frühesten Knorpelanlage deutlich ausgeprägt, zu einer Zeit, wo

das Hamatum das Triquetrum noch um ein Vielfaches an Grösse übertrifft (Fig. 1, 2). Auch durch die Stellung des Metacarpus V ist das Carpale IV anfangs völlig von der ulnaren Seite des Handskeletts ausgeschlossen. Erst mit dem Lagewechsel dieses Mittelhandknochens wird der knorplige Ring an der Aussenfläche des Hamatum gelockert. Das Hamatum bekommt jetzt einen schmalen, spaltförmigen Gang zur freien Ulnarfläche (Fig. 3).

Der Hamulus oss. hamati wird nicht als ein ungetrennter Fortsatz des Hamatum angelegt, sondern differenziert sich erst sehr spät an der lateralen, volargerichteten Seite der Hamatum-Anlage von einem selbständigen Zentrum aus. Die primitive Form des Hamatum gleicht einer schmalen, in die Vola manus vorspringenden Kante und wird erst später an der höchsten Firste kolbig verdickt. Auch besitzt er noch nicht die typische ulnarkonvexe Krümmung, die für den knöchernen Hamulus charakteristisch ist.

Metacarpus.

Die Mittelhandknochen des menschlichen Embryos werden nicht allein schon sehr früh in der Ontogenese angelegt, sondern fallen auch von Anbeginn ihrer Differenzierung durch ihre bedeutende Längen- und Breitenentwicklung auf. Als grösster unter ihnen übertrifft der dritte Metacarpus die Länge des primitiven Radius in nicht unbeträchtlichem Mafse (Fig. 2). Jeder der vier ersten Mittelhandknorpel erscheint anfangs, wenn die Carpalia noch durch eine breite Schicht von Bindegewebe getrennt werden, als direkte Fortsetzung eines der distalen Carpalelemente. Dagegen ist der fünfte Metacarpalknorpel winklig zum Carpus gestellt.

Die äussere Form der Mittelhandknorpel ist bei sämtlichen fünf Knorpeln fast gleich. Nur der Metacarpus des Daumens unterscheidet sich hierin von den 4 ulnaren Knorpeln. Während diese durch annähernd gleich grosse und schmale Knorpelsäulen dargestellt werden, ist der Metacarpus I von weit kürzerem und dafür mehr gedrungenem Aussehen. Der Mittelhandknochen des Daumens soll deshalb später gesondert behandelt werden und jetzt erst die Besprechung der 4 ulnaren Metacarpi folgen.

Die proximale Begrenzungsfläche der Mittelhandknorpel ist entweder ein wenig konvex vorgewölbt oder durch eine fast plane Grenzfläche abgeschlossen. Nur der proximale Teil des Metacarpus II weicht insofern von diesem Verhalten ab, als er niemals eine ebene oder konvexe Oberfläche besitzt, sondern immer schon leicht konkav eingezogen erscheint (Fig. 2). Gleichzeitig läuft sein ulnarer Winkel in einen schmalen Fortsatz aus, der geradeswegs der distalen, radialen Ecke des Capitatum entgegenwächst. Der Ausläufer des Metacarpus II ist stets ohne Grenzschichte mit dem Körper des Metacarpus verbunden, so dass man ihn nur als einen Vorsprung des Mittelhandknorpels ansprechen kann, der schon im vorknorpligen Skelett durch seine charakteristische Form auffällt. Der Fortsatz des Metacarpus II ist ebenso deutlich wie er mit dem Metacarpus zusammenhängt, von der Anlage des Capitatum geschieden (Fig. 3, 6).

Die Körper der Mittelhandknorpel sind nicht völlig kreisrunde Säulen aus Knorpelgewebe, da sie an ihrer radialen und ulnaren Seite durch breite, flächenförmige Grenzen eingefasst werden. Das distale Ende jedes Metacarpus ist wie eine Messerschneide zugeschärft, deren scharfe Fläche anfangs nach lateral oder medial sieht, später aber stets in die Volarfläche der Hand gerichtet ist (Fig. 3). Gleichzeitig mit der fertigen knorpligen Ausbildung des Handskeletts rundet sich das distale Ende der Metacarpi zu einer nach der Peripherie konvexen Fläche ab.

mit der die konkaven proximalen Hälften der Grundphalangen in Berührung treten (Fig. 6). Durch das Auftreten des diaphysären Knorpelkernes wird die Mitte des knorpligen Metacarpus zirkulär bauchig vorgetrieben und durch tiefe Einschnürungen gegen den proximalen und distalen Teil des Mittelhandknorpels abgesetzt.

Von dem Metacarpalskelett der fertigen Hand, wo die Mittelhandknochen in ganzer Ausdehnung einander anzuliegen pflegen, unterscheiden sich die knorpligen Mittelhandstrahlen dadurch, dass sie weder am proximalen noch am distalen Ende sich berühren (Fig. 1, 5). Ebenso wie die entsprechenden Knorpel der distalen Carpalreihe durch ein nicht differenziertes Blastem voneinander geschieden werden, kann naturgemäfs auch die direkte Fortsetzung der Handwurzelelemente sich nicht bis zur Berührung nähern. Etwas grösser als zwischen den proximalen Enden der drei mittleren Metacarpalknorpel ist der Zwischenraum vom 4. und 5. Metacarpus. Am weitesten voneinander getrennt sind dagegen stets die proximalen Hälften des 1. und 2. Metacarpus (Fig. 1, 2, 5). Nach der Peripherie zu strahlen sämtliche Mittelhandknorpel wie die Radien eines Fächers aus. Auch hier ist wieder der Zwischenraum von Metacarpus I und II am grössten. Erst allmählich werden die Metacarpalknorpel einander genähert; zuerst berühren sich die proximalen Hälften, und später treten auch die distalen Enden in Beziehung. Die Annäherung der Metacarpalia steht in engster Korrelation zu der Umwandlung der äusseren Gestaltung der embryonalen Hand. Sobald die Paddelform der primitiven Hand sich der späteren Gestalt mehr nähert, legen sich die Fingerstrahlen enger einander an.

Am Skelett des ausgebildeten Individuums teilen sich Metacarpus IV und V in die distale Gelenkfläche des breiten Hamatum. Der 5. Metacarpus ragt dabei noch ein wenig auf die ulnare Seite des Hamatum hinüber, indem er einen schmalen Vor-

sprung aussen an das Hakenbein anlegt. Der Teil der Gelenkfläche des Hamatum, der für den Metacarpus V bestimmt ist, ist stets kleiner als die Artikulationsfläche des vierten Mittelhandknorpels. Das Verhältnis zwischen den beiden embryonalen Metacarpi wird für den Metacarpus V noch ungünstiger, sobald wir jüngere Embryonen untersuchen. Schon in der 9. Woche (Fig. 3) finden wir den 5. Metacarpus kaum noch distal vom Hamatum liegen, sondern sehen ihn ganz an den ulnaren Winkel des Hamatum verschoben. In die konkave Fläche des Mittelhandknorpels ist die ein wenig abgerundete Ecke des Hamatum nach Art eines festen Gelenkes eingelassen. Dadurch ist der Metacarpus in eine abduzierte Stellung übergeführt.

In der 6. Woche (Fig. 2) hat die distale Fläche des Hamatum keinen freien Platz mehr für den Metacarpus V, da der 4. Metacarpus bis an die ulnare Grenze des Hamatum reicht. Der 5. Metacarpus hat sich deshalb völlig von dem distalen Teil des Hamatum zurückgezogen und der lateralen d. h. ulnaren freien Fläche des Hamatum breit angelegt. Sein proximales Ende erreicht fast die proximale Fläche des Hamatum. Durch diese Verschiebung an die ulnare Carpusfläche hat sich der Zwischenraum am Triquetrum und Metacarpus V bedeutend verkleinert. Dieser schwindet ganz in Fig. 1; Metacarpus V ist mit dem Triquetrum an dessen ulnarem, distalem Winkel in Berührung getreten.

Es steht also der Metacarpus V zur Zeit der ersten Differenzierung nicht mit einem Element der distalen Carpalreihe, sondern mit dem proximalen Triquetrum in näherer Berührung. Er tritt erst sekundär zum Hamatum in Beziehung, indem er vom Triquetrum abrückt, sich alsbald flach an die ulnare Fläche des Hamatum anlegt und nach und nach um den ulnaren Winkel des Hakenbeins herum auf die distale Fläche der Anlage des ursprünglich allein für Metacarpus IV bestimmten Carpale IV wandert.

An der Berührung des Metacarpus V mit dem Triquetrum nimmt auch dieses aktiven Anteil. Das Triquetrum ist schon gleich nach dem Beginn seiner Differenzierung so gut ausgebildet, dass ein starker Fortsatz der ulnaren, distalen Ecke leicht die Verbindung mit dem stark abduzierten und ulnar verlagerten Metacarpus herstellen kann (Fig. 1). Diese Beziehung zwischen proximaler Carpalreihe und Mittelhand wird jedoch schon so schnell wieder gelöst, dass man nur an ganz jungen Extremitäten diese überaus interessante Phase in der Genese des menschlichen Carpus beobachten kann. Deshalb hat auch v. Bardeleben nur beobachtet, dass das Triquetrum »weit distalwärts reicht, fast bis an den Metacarpus V, der stark von der Längsachse des Unterarmes und der Hand abweicht, dem Carpus mehr seitlich als distal aufsitzt«. v. Bardeleben hat zwar ganz richtig die Stellungsänderung des Metacarpus erkannt, aber den primitiven innigen Konnex des Triquetrum mit dem Metacarpus anscheinend nicht gesehen. Noch mehr überrascht mich, bei Lebouccq keine Beschreibung dieses so wichtigen embryonalen Verhaltens zu finden, zumal in seiner Studie über den Carpus der Säugetiere eine Reihe trefflicher Zeichnungen reproduziert sind, die sämtlich den Metacarpus als lateralen seitlichen Strahl vom Triquetrum abgehen lassen.

Es gibt wohl kaum einen Entwicklungsprozess in der Ontogenese des menschlichen Skelettsystems, der in gleicher Weise Schritt für Schritt eine Rekapitulation der Phylogenese darstellt. Es ist schier unmöglich, alle die vielen Vertreter der Säugetierklasse mit Namen aufzuzählen, bei denen der Metacarpus V seitlich dem Hamatum anliegt, oder gar bis zum Triquetrum hinaufreicht. Von den tiefststehenden bis zu den höchsten Mammalia hinauf finden sich Verhältnisse, die völlig denen beim menschlichen Embryo gleichen. Selbst die Riesengürteltiere der Vorwelt (Glyptodonten) und die diluvialen Megatherien tragen schon den 5. Metacarpus am Ulnare der

proximalen Carpalreihe. Unter den lebenden Säugetieren besitzen die Raubtiere die grösste Ähnlichkeit mit der Skeletteigentümlichkeit des menschlichen Fötus.

Metacarpus I.

Schon seit alters ist der Daumen der Gegenstand des eingehendsten Studiums gewesen, weil man sich niemals das Fehlen eines Fingergliedes am ersten Strahl der Hand hat erklären können. Während alle übrigen Finger vom Carpus nach der Peripherie noch vier getrennte Glieder besitzen, sehen wir am Daumen stets nur solcher drei. Daraus folgerte man stets eine Reduktion im ersten Fingerstrahl. So leicht wie die Konstatierung der Tatsache an sich ist, soviel Schwierigkeit hat es gemacht festzustellen, welches Fingerglied der hypothetischen Reduktion anheimgefallen ist. Auch heute herrscht noch keine Einigkeit darüber, welches Glied am Daumen verschwunden ist. Es haben immer zwei Ansichten um die Herrschaft gekämpft. Die Anhänger der einen behaupten, der Knochen, der die Mittelhand zusammensetzen hilft, ist ein Metacarpalknochen und es fehlt deshalb eine der drei Phalangen. Aus einem nicht aufgeklärten Grunde gilt die Mittelphalange als verloren gegangen.

Die andere Ansicht, nach der keine Phalange, sondern der erste Metacarpus verloren gegangen sein soll, ist auf Galen zurückzuführen. Denn er beschreibt nach den historischen Angaben von Rambaud und Renault das Metacarpalskelett als aus nur 4 Knochen zusammengesetzt und sieht in dem vermeintlichen Metacarpus I nichts anderes als die Grundphalange.

Eine stattliche Anzahl von Anatomen kann den Metacarpus des Daumens weder mit einem Metacarpus noch mit einer Phalange homologisieren. Er soll eine besondere Art eines

Skelettelementes darstellen, ein undefinierbares Gemisch, das sowohl Ähnlichkeit mit einem Metacarpus als einer Phalange besitzt. Klarer wird dieser Begriff durch die Arbeiten von Joly, Uffelmann und Henle (cit. nach Windle), die den proximalen Knochen des Daumens durch Verschmelzung des Metacarpus und der Grundphalange entstehen lassen.

Uns, die wir das Handskelett vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte aus betrachten wollen, interessieren vor allem die Arbeiten, die das werdende Skelett zum Ausgangspunkte ihrer Untersuchungen gemacht haben. Rambaud und Renault sind die ersten und einzigen Autoren auf dem Gebiete der ontogenetischen Erforschung des Metacarpus geblieben. Ihre Ergebnisse haben die beiden französischen Forscher in den Satz zusammengefasst: »L'étude de son développement démontre évidemment qu'il doit être rangé parmi les phalanges«. Der embryonale erste Metacarpalknochen ähnelt tatsächlich weit mehr den Grundphalangen der vier ulnaren Finger als einem ihrer Metacarpalia. Die knorplige Anlage des angeblichen Daumen-Metacarpus kontrastiert so sehr gegen die Metacarpi der übrigen Finger, dass man aus seiner Form niemals die Berechtigung zum Vergleich mit diesen ableiten darf (Fig. 1—6). Der erste Metacarpus besitzt nicht nur die völlig gleiche Gestalt wie die anderen Grundphalangen, sondern auch die identischen Grössenverhältnisse. Die von Rambaud und Renault gefundenen Zahlenwerte, die ich nur bestätigen kann, sprechen genügend für diese Tatsache. Der Metacarpus I ist in seiner knorpligen Anlage ebenso wie die Grundphalangen von nahezu rechteckiger Gestalt (Fig. 5). Auch am Metacarpus I sind die proximalen und distalen Flächen zu konvexen Grenzen abgerundet. Diese runden Flächen halten sich bis ins knöcherne Stadium hinein und verleihen hier dem ersten Metacarpus sein charakteristisches Äussere, das so auffallend wenig den übrigen Mittelhandknochen mit ihren proximal konkaven Gelenkflächen ähnelt. Ausserdem

fehlt dem knöchernen Metacarpus an seinem proximalen Ende jene höckerige Beschaffenheit, welche den Basen aller anderen Metacarpi die charakteristische breite Form gibt.

Auch der Metacarpus I am Handskelett des Embryos Hagen zeichnet sich durch seine proximale konvexe Fläche aus und unterscheidet sich von den übrigen Mittelhandknorpeln ausserdem noch durch seine viel kürzere Gestalt. So klein wie ihn Hagen darstellt, nach dessen Rekonstruktion er eher der rundlichen Anlage eines Carpale ähnelt, habe ich ihn nicht finden können. Vor allem aber steht der erste Metacarpus zu keiner Zeit der menschlichen Entwicklung mit dem distalen Ende des Radius in näherer Beziehung (Hagen), sondern er ist immer durch Vermittlung des Multangulum maj. mit dem Carpalskelett in Verbindung.

Durch die Deutung, welche der proximale Röhrenknochen durch das Studium seiner Ontogenese enthält, wird auch leicht der Widerspruch beseitigt, der durch die verschiedenartige Lage des Epiphysenkernes heraufbeschworen war. Während für die Anhänger der Metacarpusnatur es niemals verständlich werden konnte, weshalb der Epiphysenkern des vermeintlichen Metacarpus I nicht wie bei den übrigen Mittelhandknochen im Capitulum oss. metacarpi, sondern in der Basis oss. metacarpi zur Ausbildung gelangt, ist er in der Grundphalange, als die der erste Metacarpus zu gelten hat, an seinem richtigen Platze.

Phalangen.

Die Entwicklung der Phalangen schreitet in gesetzmäfsiger Reihenfolge vom Metacarpus zur Peripherie vor. Auf die Differenzierung der Grundphalange folgt die Mittelphalange und erst recht spät erscheint zum Schluss die Anlage der Nagelphalange (Fig. 5). Ich kann mich deshalb nicht der Ansicht von

Henke und Reyher anschliessen, nach deren Beobachtungen das Auftreten der Knorpelkerne nicht ausnahmslos diesem Wachstumsgesetze folgen soll, da ich mich immer von der Konstanz dieses Entwicklungsmodus überzeugte. Die proximo-distale Wachstumsrichtung ist allerdings nicht so zu deuten, als ob durch Sprossung an der Spitze der Metacarpalien die Phalangen auswachsen, sondern jede Phalange entsteht von einem isolierten Zentrum aus und ist von dem proximalen wie distalen Fingerglied durch eine breite Schicht embryonalen Gewebes getrennt (Fig. 5). Eine Segmentierung des Grundblastems können wir mit unseren histologischen Untersuchungsmethoden nicht nachweisen, so dass man wohl mit Kölliker von einem zusammenhängenden Gewebe sprechen kann, in dem die einzelnen Extremitätenknorpel als selbständige Zentren zur Anlage kommen.

Analog der Differenz in der zeitlichen Aufeinanderfolge unterscheiden sich auch die Längenverhältnisse der einzelnen Fingerglieder. Am längsten ist stets die Grundphalange, während die Endphalange als kürzestes Glied anfangs nur einen kleinen ellipsoiden Kern vorstellt (Fig. 5). Ebenso wie die Grundphalangen haben auch die Mittel- und Endphalangen untereinander vollkommen analoge äussere Gestalt. Der Knorpelkern der Grundphalange ist mehr rechteckig und länglich konfiguriert. Die Anlage des Mittelgliedes hat eine fast dreiseitige prismatische Form und sieht mit ihrer Spitze nach der Peripherie hin. Der Knorpelkern des Endgliedes ist ein regelmäfsiges Ellipsoid, dessen grösster Durchmesser mit der Fingerachse zusammenfällt. Am grössten und am weitesten in der Entwicklung vorgerückt ist die Endphalange des Daumens. Das Volumen und die Ausbildung der anderen nimmt allmählich nach dem Kleinfinger zu ab (Fig. 5). Wenn die vier ulnaren Endphalangen eben erst durch ein zierliches Maschenwerk von Knorpelsubstanz repräsentiert werden, ist diese am Daumen bereits in

eine homogene umfangreiche Knorpelmasse umgewandelt. Ich glaube, man wird diesen Entwicklungsvorgang als ein Prävalieren des radialen Fingerstrahles über die ulnaren im Sinne Gegenbaurs deuten dürfen.

Von dem Knorpelkern der Phalangen schreitet die Umbildung der äusseren Gestalt weiter fort, indem durch Apposition an das schon bestehende Zentrum die Anlage breiter und vor allem länger wird. Gleichzeitig nimmt die primitive Phalange allmählich dann die Formen an, die sie der postembryonalen Gestalt ähnlicher machen.

Im Gegensatz zu den übrigen Phalangen, die schon in den ersten Monaten der Ontogenese eine der bleibenden Gestalt ähnliche Knorpelanlage erhalten, durchläuft die embryonale Endphalange verschiedene Stadien der äusseren Entwicklung.

Der ursprünglich ellipsoide Knorpelkern der Nagelphalange nimmt mit dem Fortschreiten der allgemeinen Skelettdifferenzierung an Länge und Ausdehnung zu. Anfangs steht der Knorpelkern der Endphalange an Volumen immer den Zentren der übrigen Phalangen nach. Bald aber schlägt die Wachstumsgeschwindigkeit ein solches Tempo ein, dass die Differenz zwischen der Grösse der Mittelphalange und dem Endglied immer kleiner wird und schliesslich völlig schwindet. Die Endphalange ist sogar eine Zeitlang grösser als die Mittelphalange. Auch Leboucq unterscheidet an der Endphalange der menschlichen Hand verschiedene Entwicklungsstufen. Die zuletzt ausgebildete dritte Phalange ist erst kleiner als die zweite, wird dann gleich gross und überholt endlich deren Längenausdehnung. Von diesem Kulminationspunkt der relativen Länge der 3. Phalange kehrt sich das Verhältnis um, und die Mittelphalange wird dauernd grösser als die Nagelphalange.

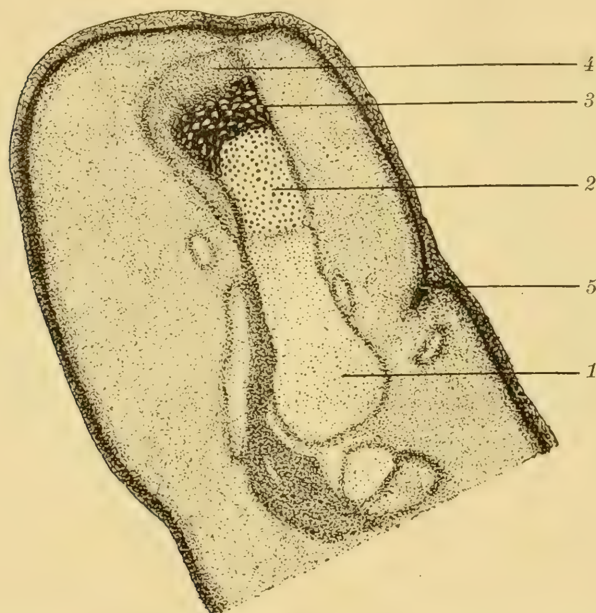
Ebenso wie schon Henke und Reyher dieses Grössenverhältnis der embryonalen Endphalangen aufgefallen ist, haben

sie auch die veränderte äussere Form der Nagelphalange beschrieben. Nach ihren Beobachtungen ist das peripherische Ende der Endphalangen durch eine planlose Unregelmäfsigkeit in seiner äusseren Gestaltung ausgezeichnet. An der gleichen Extremität soll die Peripherie bald kuglig, bald kolbig gestaltet sein oder gar in eine Kegelform auslaufen.

Die verschiedenen Formen der Phalangenperipherie pflegen nicht gleichzeitig an einem Objekte ausgeprägt zu sein, sondern treten immer nur an aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien in die Erscheinung. Je jünger die menschliche Extremität ist, umsomehr kann man von einer Kugelform des peripherischen Endes der Nagelphalange sprechen (Fig. 6). Das distale kuglige Ende ist anfangs ebenso breit wie die proximale die Gelenkfläche tragende Hälfte. Ebenso wie diese beiden Teile der Endphalange schon durch den verschiedenen äusseren Bau einen Gegensatz ergeben, differieren sie auch durch die Beschaffenheit ihrer zelligen Elemente. Die Form der charakteristischen Knorpelzellen teilt die Nagelphalange in zwei scharf getrennte Portionen. Die Basis mitsamt dem proximalen Teil des Phalangenkörpers wird aus Zellen aufgebaut, die relativ klein sind und so eng einander anliegen, dass der gesamte Querschnitt des Fingerknorpels fast nur von kleinen rundlichen Kernen zusammengesetzt erscheint. Sobald man dagegen aus dem proximalen Bezirke mit den kleinen Zellen hyalinen Knorpels die Zellformation zur Peripherie weiter verfolgt, beginnen dort, wo der Phalangenkörper kuglig anschwillt, die Knorpelzellen völlig veränderte Gestalt anzunehmen. Ziemlich unvermittelt stossen an die kleinen proximalen Zellen auffallend grosse durchsichtige Zellen mit wundervollen grossen Kernen. Die Zellen legen sich mit polygonalen Grenzen an ihre Nachbarn an. Das helle und durchsichtige Protoplasma der Zelle schliesst in seinem Innern einen grossen, bläschenförmigen Kern ein. Ein grosses, farbenprächtiges Kernkörperchen hilft den Gesamteindruck noch

erhöhen. Färbt man die Querschnitte auf die Anwesenheit von Knorpel, so tritt ein feinmaschiges Netzwerk von Knorpelgrundsubstanz hervor, dessen Maschen jedesmal von einer der grossen Knorpelzellen ausgefüllt wird.

Figur 7.



Längsschnitt durch die Endphalange eines ca. 10 wöchentl. menschlichen Embryos. Haem. Eos.

Die Phalange zerfällt in einen proximalen grossen Abschnitt (1) mit winzigen Knorpelzellen und in einen distalen oblongen grosszelligen Knorpelkern (2), dem dann die verknöchernde Tuberositas unguicularis (3) folgt. Die distale Kuppe wird von dem excessiv verdickten Periost (4) überzogen. Die Verdickung beginnt genau an der Grenze der beiden Phalangenabschnitte 1 und 2. Die Nagelanlage (5) beginnt eben sichtbar zu werden.

Obwohl die beiden Zellarten der Nagelphalange durch kein Zwischengewebe gegeneinander abgesetzt werden, so können wir doch auf Längsschnitten (Fig. 7) sehr gut eine Grenzlinie zwischen den proximalen kleinen Zellen und den distalen ver-

grösserten Elementen erkennen. Die peripherischen grossen Zellen schmiegen sich mit einer konvexen Grenzlinie der konkaven Aushöhlung des proximalen Phalangenteils an.

Die peripherische kolbige Verdickung der Endphalange ist an etwas älteren Fingern nicht mehr in dieser charakteristischen Gestalt zu erkennen. Die anfangs kuglig prominente Peripherie hat hier einem zur Phalangenspitze konisch sich verjüngenden Ende Platz gemacht. Dadurch wird jetzt der Gegensatz zwischen dem proximalen und distalen Ende der Nagelphalange auch an der embryonalen Extremität zum Ausdruck gebracht. Mit der Verschmälerung der Phalangenkuppe hat die Reduktion im Längenwachstum gleichen Schritt gehalten, sodass die Mittelphalange jetzt wieder grösser als die Endphalange geworden ist.

Es handelt sich bei der Umkehrung der Grössenverhältnisse der Mittel- und Endphalange um einen aktiven Reduktionsvorgang, der nicht nur auf einer Vergrösserung der Mittelphalange beruht, sondern in einem Schwund von knorpliger Substanz der Nagelphalange seine Erklärung findet. Für eine Reduktion der Endphalange spricht vor allem der Vergleich der absoluten Grössenwerte der Nagelphalangen aus verschiedenen Stadien der embryonalen Entwicklung, wie sie Lebouc q jüngst zusammengestellt hat. Der Rückgang der Phalangengrösse erstreckt sich in gleicher Weise auf die Längen- wie auf die Breitenentwicklung. Am auffälligsten jedoch treten die Reduktionserscheinungen an der Spitze der Endphalangen zu Tage.

Ich stehe nicht an, diese Reduktionserscheinungen in der Genese der menschlichen Extremität mit Beobachtungen Göttes in Parallele zu setzen, die aus dem Studium der Entwicklung des Gliedmaſsenskeletts der Molche hervorgingen. An den Larven von Triton cristatus fand Götte die Endphalangen auffallend lang entwickelt. Sie sind sogar so gross, dass sie die übrigen Phalangen mit dem zugehörigen Metacarpus noch an Länge

übertreffen. In der späteren Larvenzeit bleiben die Endphalangen dann nicht nur im Wachstum zurück, sondern das peripherische spitze Ende wird beträchtlich verkürzt, indem es zu einer stumpfen kurzen Rundung atrophiert. Identische Befunde sind von Göppert bei Larven von Salamandern erhoben worden. Ebenso wie bei den niederen Vertebraten lässt sich nun auch in der Entwicklung der menschlichen Endphalange eine augenfällige Verkürzung konstatieren.

Die in der Entwicklungsreihe tiefer stehenden Vertebraten besitzen meist längere Endphalangen. Es ist möglich, dass die spätere Reduktion der grossen Endphalange mit der Ausbildung anderer Organe für den Kampf ums Dasein zusammenhängt. Denn wir sehen, dass unter den Säugetieren nur diejenigen eine auffallend gross entwickelte Endphalange aufweisen, die ihre Krallen als gefährliche Waffen zu gebrauchen pflegen. Vor allem zeichnen sich die Raubtiere sämtlich durch die extreme Grösse ihrer Nagelphalangen aus.

Im Gegensatz zu den schon während der frühesten Entwicklungsperiode dorsalwärts verkrümmten Endphalangen am Fuss (Schomburg) sind die Fingerphalangen stets völlig gerade gestreckt. Erst mit dem Ende der knorpeligen Differenzierung werden die Knorpel des 1. Fingers ein wenig nach der Dorsalseite gewölbt.

Die von Henke und Reyher beobachteten Zwischenscheiben in den Fingergelenken sind durch die Nachprüfung von Bernay und Born in das Gebiet der Kunstprodukte verwiesen worden. Ich bin der gleichen Ansicht und will nur darauf hinweisen, dass nur an Celloidinembryonen ähnliche eigentümlich gefärbte »Zwischenscheiben« die Regel zu sein scheinen.

Die Hyperphalangie an der embryonalen Extremität.

Die Urform der Vertebratenextremität, von der nach der Hypothese Gegenbaurs die Extremität aller Wirbeltiere abzuleiten ist, besteht aus einem Komplex von Skelettstücken, die als Radien von dem proximalen Abschnitt der Extremität abgehen. Jeder Radius ist aus einer grossen Zahl von Einzelgliedern zusammengesetzt, die weit die Dreizahl der Phalangen an der Säugetierextremität übertrifft. Die Extremität der Ichthyosaurier gibt ein anschauliches Bild jener primitiven Gliedmafsenbildung, von der Gegenbaur die Extremität der Wirbeltiere ausgehen lässt.

Alle diese Phalangenglieder sind während der phylogenetischen Entwicklung der Reduktion anheimgefallen und zwar in einer Weise, dass die höheren Vertebraten nur ganz rudimentäre Spuren des einstigen Phalangenüberflusses erkennen lassen. Allein die Cetaceen haben das Erbstück der Hyperphalangie in ihrem Skelettsystem bewahrt.

In der Ontogenese einiger Wirbeltiere hat man eine Andeutung an die phylogenetisch übergrosse Phalangenzahl auffinden können. So gelang es Kükenthal, an den embryonalen Extremitäten von Krokodilen eine temporäre Hyperphalangie von drei Phalangen festzustellen, die am erwachsenen Tiere bis auf ein überzähliges Fingerglied rückgebildet wurden. Auch an der Hand der Cetaceen beobachtete Kükenthal eine embryonal grössere Zahl von Phalangen, die mit der fortschreitenden Ontogenese zu einer geringeren Menge reduziert wurden, ohne dass die Hyperphalangie gegenüber der Phalangenzahl der pentadaktylen Wirbeltierextremität vollends schwand. Dadurch, dass die Endphalange mit der nächstproximalen sich vereinigte, wurde die Phalangenzahl verkleinert. Die Untersuchungen von Leboucq über die Ontogenese des Skeletts der Cetaceen haben

zu gleicher Zeit mit Kükenthal die allmähliche Reduktion der Phalangenzahl bei den Cetaceen gezeigt.

Dass tatsächlich in dem Vorkommen der Hyperphalangie eine Vererbung eines primitiven Zustandes zu erblicken ist, wie Leboucq immer wieder betont, geht aus den weiteren Untersuchungen dieses Forschers hervor. Denn selbst in der embryonalen Anlage von Säugetierextremitäten kommen überzählige Fingerglieder vor. Am vierten Finger des Fledermausflügels fand Leboucq konstant die Anlage einer überzähligen Phalange, die im Laufe der Entwicklung unterzugehen pflegt. Am Karinatenflügel hat Leboucq an jedem der drei embryonalen Finger eine »überschüssige Phalange« und ihren späteren Untergang durch Verschmelzung beobachten können.

Man pflegt gewöhnlich Spuren von Atavismen, die gleich der Hyperphalangie so aussergewöhnlich weit in der Stammesgeschichte zurückliegen, in der Ontogenese des Menschen kaum noch zu erwarten. Um so überraschender ist es, dass von jener Eigentümlichkeit der Cetaceen sich noch mehr als ein Rudiment in die Embryogenese des höchsten Säugetieres gerettet hat.

Die Endphalange der embryonalen Hand ist, wie oben auseinander gesetzt, anfangs ein kleiner, ellipsoider Knorpel, der proximal wie distal gleich breit ist (Fig. 5). Aus diesem kleinen Kern entwickelt sich die Gestalt einer Endphalange der späteren Ontogenese (Fig. 6). Abgesehen von einer plumpen, kolbigen Anschwellung der peripherischen Partie der Endphalange, die sich gleichzeitig durch eine besonders intensive Tinktion mit dem Farbstoff auszeichnet, erscheint die Anlage der knorpligen Endphalange nur als eine vollkommen gleichmäfsige Skelettmasse ohne irgendwelche Trennung der homogenen Knorpelsubstanz.

Eine etwas ältere Endphalange stellt Fig. 8a vor. Die äusseren Konturen gleichen fast völlig der Endphalange des Handskeletts (Fig. 6), denn auch an ihr ist die distale Kuppe

zu einer kolbigen Verdickung aufgetrieben. Was aber beide Phalangen voneinander unterscheidet, ist eine schmale und seichte Rinne, die proximal von der distalen Anschwellung rings um die ganze Peripherie der Endphalange herumläuft.

Figur 8.

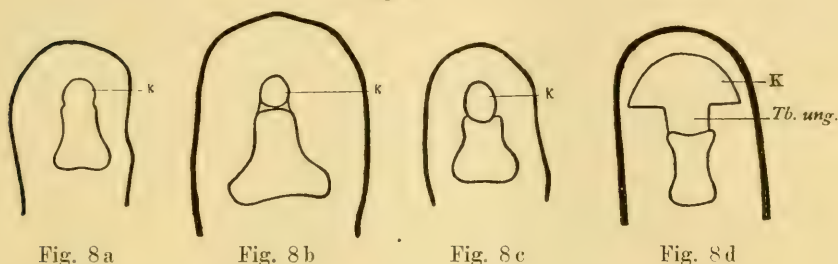


Fig. 8a Fig. 8b Fig. 8c Fig. 8d

Endphalangen menschl. Embryonen aus verschiedenen Zeiten der Embryonalentwicklung. Methylenblau-Cedernholzöl-Balsam.

Fig. 8a. Eine seichte Furche umkreist die Phalangenspitze.
Fig. 8b. Die Furche schnürt einen oblongen Knorpelkern an der Phalangenkuppe ab.
Fig. 8c. Der distale Knorpelkern ist vollständig isoliert.
Fig. 8d. Distaler Knorpelkern und Tuberositas unguic. sind verknöchert. Der knorplige Rest der Endphalange hat jetzt die gleiche Gestalt wie die proximalen Phalangen.

K. Distaler Knorpelkern. Tb. ung. Tuberositas unguicularis.

Diese Furche dringt immer tiefer in die Knorpelsubstanz der Phalange ein (Fig. 8b) und veranlasst die Abtrennung eines distalen Knorpelellipsoids, das in eine konkave Höhlung der Phalangenbasis eingepasst ist (Fig. 8c). Die beiden Teilprodukte der ursprünglich einheitlichen Endphalange sind nur durch einen feinen Saum einer ungefärbten Gewebsschicht geschieden. Diese trennende Zone ist um so breiter, je älter der Embryo ist, dessen Endphalange wir untersuchen.

Der abgespaltene Knorpelkern am Phalangenende steht an Volumen ganz beträchtlich dem Umfang der Phalangenkuppe nach, aus der er doch hervorgegangen ist. Es muss unbedingt gleichzeitig mit seiner Abtrennung eine Reduktion des Knorpel-

ellipsoids statthaben, die ebenso wie die Endphalange im ganzen ihren distalen Abschnitt besonders verkleinert.

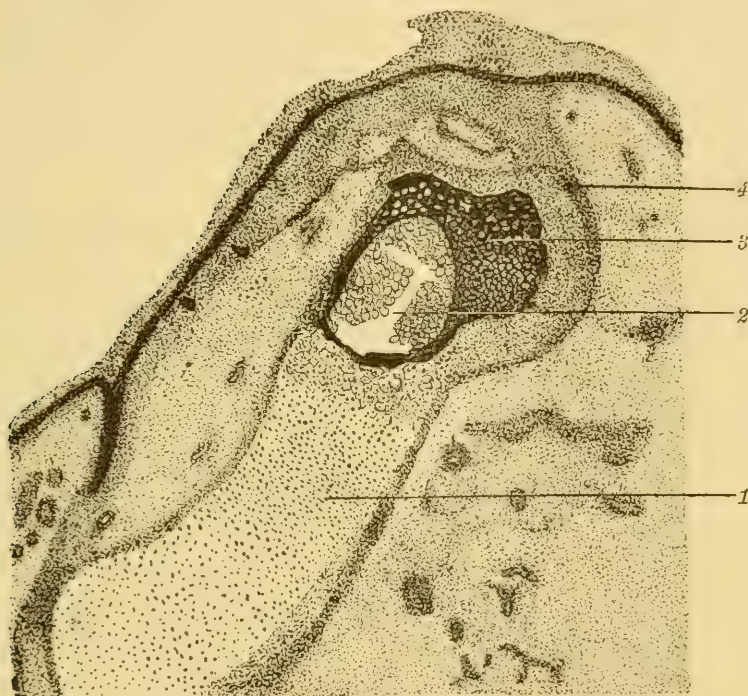
Wir haben bereits oben gesehen, dass die distale Endanschwellung der Nagelphalange von Zellen ausgefüllt ist, die sich durch ihre Grösse und Zwischensubstanz von den übrigen Knorpelzellen der Phalangenbasis unterscheiden. Die verschieden gestalteten Zellen gehen auf Längsschnitten durch die Endphalangen ganz junger Embryonen ohne Grenze ineinander über. Erst später macht sich eine deutliche Trennungslinie an beiden Zellformen bemerkbar, die in proximal konkavem Lauf die distalen grossen Knorpelzellen von den kleineren Knorpelelementen des Phalangenkörpers scheidet (Fig. 7).

Der abgetrennte Knorpelkern an der Phalangenspitze hebt sich durch seine helle, durchsichtige Farbe deutlich von dem kernreichen, dunkel gefärbten proximalen Abschnitt ab. Das Protoplasma der grossen distalen Knorpelzellen ist ungefärbt geblieben und verleiht dem abgesprengten Kern sein eigentümlich durchsichtiges Aussehen. Die Grenze der beiden Zellformen tritt auch am äusseren Umriss der Endphalange zu Tage. Man sieht besonders an der volaren Fläche eine seichte Einziehung der Kontur, die dadurch hervorgerufen wird, dass der auf dem Längsschnitt schmale Knorpelkern aus der Fluchtlinie der Phalange ein wenig zurücktritt. Er schwillt erst an dem Ende des ganzen Fingerstrahles wieder völlig an, immerhin aber ist der Durchmesser des distalen Knorpelkernes stets kleiner als der der übrigen Endphalange.

Die gesonderte Stellung des distalen Knorpelkernes und seine sekundäre Unabhängigkeit von dem Körper der Endphalange wird ausserdem durch seine isolierte Ossifikation bewiesen. Das Knorpelellipsoid wird als ungetrenntes Ganzes in die knöcherne Modifikation übergeführt. Die Abbildung (Fig. 9) zeigt den Längsschnitt einer Endphalange, an der sich eben dieser Prozess abgespielt hat. Der distale Knorpelkern hat

während seiner Umwandlung seine Grösse und Gestalt unverändert gewahrt, nur die Zellen nebst der sie einscheidenden Grundsubstanz sind modifiziert worden. Das Zentrum des ellipsoiden Kernes wird jetzt durch ein lockeres Maschenwerk

Figur 9.



Längsschnitt durch die Endphalange eines ca. 13 wöchentl. menschl. Embryos. Haem. Eos. cf. Fig. 7 mit ihren entsprechenden Zeichen.

Die dorsale und distale Hälfte der Tuberositas unguicularis (3) ist bereits von einer beträchtlichen Menge osteoider Grundsubstanz durchsetzt, die volarwärts nur als feine Stränge die Anlage des Nagelhöckers durchziehen. Die Kuppe der Endphalange wird von einem oblongen Markraume (2) gebildet, der in seinem Innern viele Knochenmarkszellen birgt. Die Markhöhle ist allseitig, vor allem aber proximal gegen den Phalangenknorpel (1), von einer knöchernen Hülle umschlossen. Der quere Durchmesser der Markhöhle ist viel kleiner als der des Phalangenknorpels (1). An der Grenze der knorpligen Phalange und des distalen Segmentes (2) ist das Periost plötzlich verdickt und überzieht als dickes Polster die Phalangenkuppe (4).

von grossen Knochenmarkzellen ausgefüllt, die nicht mehr so innig untereinander zusammenhängen wie jene grossen Knorpelzellen, aus denen sie hervorgegangen sind. Das zentrale Mark wird auf allen Seiten von einem schmalen Mantel neugebildeten Knochens umhüllt. An dem distalen und ventralen Abschnitt der Endphalange geht die knöcherne Hülle in die verknöcherte Anlage der Tuberositas ung. über (siehe unten). Die knöcherne Grenze zwischen dem distalen Kern und der übrigen noch knorpligen Phalange entbehrt der periostalen Hülle, sie kann deshalb nur durch Verknöcherung vom Knochenmark bezw. von Knorpelzellen entstanden sein.

Auch der Beobachtung Leboucqs sind diese Eigentümlichkeiten in der Verknöcherung der Endphalangenkuppe nicht entgangen, denn seiner Abhandlung über die Entwicklung der menschlichen Endphalangen sind Abbildungen beigegeben worden, die isolierte Knorpelkerne oder ovale Markhöhlen an der Phalangenspitze in charakteristischer Form wiedergeben. »C'est là le dernier vestige de l'extrémité distale atrophiée du cartilage primordial de la dernière phalange« folgert demgemäfs zutreffend Leboucq.

Der Ossifikation des distalen Knorpelkernes folgt später die Verknöcherung des Endphalangenkörpers. An der Grenze der beiden Abschnitte der Endphalange werden die Knorpelzellen des Phalangenkörpers zu grossen Knorpelzellen, die alsbald die Gestalt der typischen Knochenmarkzellen annehmen. Erst nach Abschluss der Umwandlung jener am weitesten distal gelegenen Knorpelzellen schwindet die trennende Knochenschicht gegen den distalen Knochenkern, sodass jetzt die gesamte Phalange eine einzige Markhöhle besitzt, die von der distalen Kuppe bis zur proximalen Epiphyse reicht. Die Basis der Phalange bleibt jedoch während des Embryonallebens immer knorplig.

Es werden durch die fortschreitende Verknöcherung der Endphalange die beiden getrennten Abschnitte zu einem homogenen Ganzen vereinigt und so die ursprünglichen Verhältnisse wieder

hergestellt; dem einheitlichen Phalangenknorpel des letzten Fingergliedes entspricht jetzt wiederum eine ungetrennte knöcherne Phalange.

Die Beobachtung der embryonalen Verschmelzung einer distalen, isolierten Skelettanlage mit der Endphalange gibt uns die Erklärung für die eigentümliche Gestaltung des letzten Fingergliedes. Während sämtliche übrigen Phalangen eine distal und proximal plane oder leicht konkav gekrümmte Gelenkfläche besitzen, geht der distale Teil der Endphalange in eine nach aussen konvexe Begrenzung über. Da die Endphalange als letzte im Fingerstrahl keiner Gelenkfläche für eine distale Phalange bedarf, ist natürlich die distale Begrenzung nicht mehr als Artikulationsebene ausgebildet. Wodurch aber jene konvexe Fläche bedingt wird, lehrt erst die Beobachtung, dass die distale gekrümmte Begrenzung nicht einen Teil der Phalange darstellt, der den distalen Grenzflächen der proximalen Fingerglieder gleichwertig ist, sondern der distalen Fläche eines überzähligen Knorpelellipsoides entspricht. Erst wenn man den distalen Knorpelkern von der Anlage der Endphalange in Abzug bringt, bekommen wir ein wahrheitsgetreues Bild von der Gestalt dieses Fingergliedes. Recht geeignet zur Veranschaulichung der Phalangengestalt ist jenes Stadium der Ontogenese, wenn der distale Knorpelkern eben verknöchert ist und nur der übrige Phalangenkörper noch aus Knorpelzellen besteht. Die van Wijhesche Methode färbt jetzt nur den proximalen Abschnitt der Endphalange, das distale verknöcherte Ellipsoid nimmt die Farbe nicht an und bildet mit der verknöcherten Tuberositas unguicularis eine breite hufförmige Knochenmasse (Fig. 8 d). Der knorplige proximale Abschnitt besitzt jetzt die gleiche Gestalt wie die Grund- und Mittelphalangen der jüngeren Hände, deren Knorpel in Fig. 6 wiedergegeben sind. Mit den übrigen Phalangen teilt demnach die Endphalange die Eigentümlichkeit, dass ihre distale Fläche mit einer konkaven flachen Einziehung an den

peripherischen Knochenkern grenzt. Es fällt hiermit jede Eigenschaft fort, die einen Unterschied zwischen Endphalange und den übrigen Fingerknorpeln bedingt hat. Die Endphalange besitzt die gleiche Gestalt wie die übrigen Phalangen, sie erhält nur durch die Verschmelzung mit einem distalen ellipsoiden Kern eine abweichende Gestalt. Wir dürfen deshalb die Nagelphalange in ihrer fertigen Ausbildung nicht mit den anderen Phalangen auf die gleiche Stufe stellen, weil sie im Gegensatz zu der einheitlichen Anlage der letzteren das Produkt aus zwei Skelettelementen ist, von denen nur der proximale grössere Abschnitt den Wert eines Phalangenkörpers besitzt. Der distale Knochenkern, der stets als das eigentümliche Ossifikationszentrum der Endphalange gegolten hat, tritt mit der Endphalange erst sekundär in Beziehung.

Der scharf umgrenzte ellipsoide Knochenkern an der Spitze ist nicht dem Diaphysenkern der übrigen Phalangen an die Seite zu stellen. Er unterscheidet sich von diesem auch durch seine Gestalt und Lage, denn die Mittel- und Grundphalangen besitzen einen Diaphysenkern in der Mitte ihrer knorpligen Anlage, der nicht ellipsoide Grenzen, sondern rechteckige Formen aufweist.

Der Endphalange fehlt also auch ein distales, epiphysäres Ossifikationszentrum, so dass damit der tiefgreifende Kontrast gegenüber den anderen Phalangen hinfällig wird, die nur eine proximale Epiphyse besitzen. Dagegen vermisst man einen Diaphysenkern, der wie bei den übrigen Röhrenknochen der Fingerstrahlen als ein scharf umgrenztes Zentrum in der Mitte des Knochens proximal- und distalwärts Knochen entstehen lässt. Die Verknöcherung der Endphalange schreitet nur in proximaler Richtung fort, ohne dass ein wirklicher Knochenkern den Ausgangspunkt der Ossifikation darstellt. Unmittelbar an der Grenze mit dem distalen Knochenkern beginnt eine Knochenbildung der Endphalange einzusetzen, deren knöchernes Produkt mit diesem

distalen Ellipsoid sekundär verschmilzt. Gleichzeitig treten die Markhöhlen beider Anlagen in Kommunikation, sodass schliesslich wieder gleich dem Verhalten der frühesten Ontogenese nur ein Phalangenglied an der Spitze des Fingers vorhanden ist.

Bei der Vergleichung der Längsschnitte durch menschliche Fingeranlagen mit entsprechenden Bildern von Krokodilembryonen fällt die bemerkenswerte Ähnlichkeit beider Endphalangen in die Augen. Besonders frappant ist diese Übereinstimmung in den Fällen, wo es an den Fingern von Krokodilembryonen nicht zur deutlichen Abschnürung des distalen Knorpelsegmentes gekommen ist. Dann stellt nämlich diese von Kükenthal als überzählige Phalange gedeutete Anlage einen ellipsoiden Komplex aus Zellen dar, der nach Form und Grösse seiner Zellen vollkommen den grossen Zellen an der menschlichen Phalangenspitze gleicht. Es besteht am Skelett der Krokodilembryonen der Kontrast zwischen den Zellen an der Spitze und dem Phalangenkörper in der gleichen Schärfe wie an der menschlichen Endphalange, deren Längsschnitt in Fig. 7 wiedergegeben ist.

Die Hyperphalangie ist nur ein vorübergehendes Stadium in der ontogenetischen Phalangenentwicklung, da fast stets eine einzige ungegliederte Endphalange das Schlussprodukt der Entwicklung ist. Nur in den Fällen, wo der Verschmelzungsprozess des überzähligen Segmentes mit dem Phalangenkörper ausbleibt, kann der distale Knorpelkern sich zu einer überzähligen Phalange des fertig ausgebildeten Skeletts weiter entwickeln. Durch die temporäre Hyperphalangie in der Ontogenese findet deshalb das Vorkommen eines variablen vierten Fingergliedes seine Erklärung.

Die frühzeitige Ossifikation des distalen überzähligen Knorpelkernes beruht sicherlich darauf, dass ein rudimentäres Fingerglied sich leicht von den Gesetzen der Allgemeinentwicklung emanzipieren kann und eher eigenen abnormen Entwicklungsprinzipien folgt, die einen schnelleren Ablauf der normalen Entwicklungsvorgänge bezwecken.

Am Skelett der Krokodilembryonen hat Kükenthal bemerkt, dass mehr als ein Knorpelkern die distale Fortsetzung der späteren Endphalange bedingt. Bis zu drei solcher rundlicher Zellkomplexe waren zuweilen perlschnurähnlich der Phalange angereiht. An menschlichen Embryonen scheint nach meinen eigenen Beobachtungen eine Mehrzahl überzähliger Segmente nicht vorzukommen; ebenso wie Leboucq bei den Fledermäusen sah auch ich beim Menschen immer nur ein einziges überzähliges Segment.

Zwei überzählige Knorpelkerne findet man dagegen am Fingerstrahl von Schweinembryonen. Unterwirft man embryonale Extremitäten dieses Säugetieres der van Wijheschen Methode, so findet man konstant die Endphalange aus drei getrennten Knorpelkernen zusammengesetzt. Die Grösse der rundlichen Kerne nimmt nach der Peripherie ab, so dass der distale nur durch ein einziges kreisrundes Knorpelchen dargestellt wird. Alle drei Knorpelkerne umgibt das gemeinsame Perichondrium, das in seinen Umrissen völlig dem Äussern der fertig entwickelten Phalange ähnelt, die bekanntlich durch ihre distal-konisch zulaufende Gestalt charakteristisch geformt ist. Die beiden distalen Knorpelkerne liegen einander dicht an, ohne jedoch anfangs miteinander näher verbunden zu sein. Eine breite Zone ungefärbten Gewebes trennt die überzähligen Segmente von dem proximalen grossen Kern der Phalangenbasis. Dieser proximale Kern entbehrt in seiner Anlage noch jeder äusseren Gestaltung, die eine Ähnlichkeit mit seiner späteren Form aufweisen könnte, er stellt ebenso wie die Kerne der Mittelphalangen ein rundliches Knorpelzentrum vor. Seine Konfiguration ändert sich erst mit der fortschreitenden Embryonalentwicklung. Gleichzeitig macht sich auch im Äusseren der beiden distalen Kerne ein Formwechsel bemerkbar. Die scharfe Grenze zwischen ihnen schwindet, und beide Knorpelzentren verschmelzen zu einem einzigen distalen Knorpelsegment. Durch das Wachstum der

Knorpelzentren ist ausserdem die breite Trennungsschicht zwischen dem proximalen Phalangenknorpel und dem distalen, jetzt einheitlichen Knorpelstück bis auf einen schmalen Trennungsspalt reduziert. Auch dieser schwindet kurze Zeit später, so dass schliesslich die Endphalange zu einem einzigen Knorpelstück verschmolzen ist, dem man nicht mehr die Entstehung aus drei isolierten Knorpelzentren ansehen kann.

Die ausnehmend gute Sichtbarkeit der perichondralen Hülle veranlasst mich, auch bei diesem Untersuchungsobjekt die Aufmerksamkeit auf die relativen Grössenverhältnisse der Phalangen zu lenken. Ebenso wie es in der menschlichen Ontogenese eine Zeit gibt, wo die Endphalange die Mittelphalange an Grösse weit übertrifft, kann man auch an den Phalangen des Schweineembryos recht gut erkennen, dass bei dem jüngeren Stadium die Mittelphalange an Grössenentwicklung beträchtlich der Endphalange nachsteht. Dagegen ist bei älteren Schweineembryonen die Mittelphalange stets grösser als die Nagelphalange.

Die isolierten Knorpelkerne der Endphalange der Embryonen von Mensch und Schwein werden nicht durch ein Perichondrium voneinander getrennt. Auch die überzähligen Phalangen der Cetaceen sind nach Kükenthal stets nur von einem gemeinsamen Perichondrium umgeben, das keine trennende Querfortsätze zwischen die einzelnen Glieder der Endphalangenkette hinein sendet Es wird anscheinend durch dies Verhalten des Perichondrium bewiesen, dass die überzähligen Knorpelzentren nicht mehr den übrigen Phalangen gleichwertig sind, sondern schon einer tiefgreifenden Reduktion anheimgefallen sind.

»Die Unbeständigkeit der Segmentzahl bei verschiedenen Entwicklungsstadien desselben Individuums« (Leboucq 1899) spielt auch in der Reihe der höchsten Vertebraten eine bedeutende Rolle. Ich bin überzeugt, dass nach den positiven Befunden bei Menschen- und Schweineembryonen dieser Ausspruch Leboucqs auch in der Ontogenese aller übrigen Säugetiere seine Bestätigung finden wird.

Die Tuberositas unguicularis.

Schäfer und Dixey haben durch ihre Untersuchungen an menschlichen Embryonen gezeigt, dass die Tuberositas unguicularis sich in ihrer Entwicklung beträchtlich von der der Phalangen unterscheidet, da sie nämlich nicht wie diese knorplig angelegt ist, sondern durch Verknöcherung einer bindegewebigen Vorstufe entsteht. Da die beiden Forscher jedoch nur ältere Embryonen untersucht haben, sind ihrer Beobachtung wichtige Entwicklungsvorgänge entgangen.

Figur 10.



Volaransicht der drei ulnaren Endphalangen eines ca. 11 wöchentl. menschl. Embryos. Rekonstruktion. Vgr. 70 ×.

Die grosse jetzt noch bindegewebige Tuberositas unguicularis (Tb. ung.) liegt auf der volaren Fläche der Endphalange (Ph.) und reicht weit auf die radiale Seite hinüber. Von hier setzt sich ein langer Vorsprung proximalwärts weiter fort. Distalwärts von der Tuberositas unguicularis des 3. und 5. Fingers ist eben noch die Kuppe der Endphalange sichtbar.

Die bindegewebige Anlage des Nagelhöckers wird in der menschlichen Ontogenese erst deutlich, wenn die knorpligen Phalangen längst fertig entwickelt sind. Sie erscheint am Ende der 8. embryonalen Woche als ein breiter Zellkomplex aus Bindegewebszellen, der die distale Phalangenkuppe an ihrer volaren Fläche deckt (Fig. 10). Die breite, wohl abgerundete Anlage des Nagelhöckers erreicht gleichzeitig mit dem distalen Ende der Nagelphalange ihren höchsten Punkt und reicht niemals auf die Phalangenkuppe selbst hinauf. Die Tuberositas ungui-

cularis liegt gleichsam wie ein Sohlenpolster unter der Volarseite des Phalangenendes und überragt die seitliche Begrenzung der knorpligen Phalange ulnar wie radial in beträchtlicher Ausdehnung.

Die äussere Form der Anlage lässt sich mit dem Abschnitt einer Kugel vergleichen, dessen Konvexität nach der Fingerspitze gerichtet ist und der proximalwärts von einer konkaven Fläche begrenzt ist. Der radiale Winkel dieses Segmentes läuft beständig in einen spitz ausgezogenen Zipfel aus, der weiter proximalwärts als der übrige Körper des Nagelhöckers hinaufreicht (Fig. 10).

Die bindegewebige Anlage des Nagelhöckers ist sowohl gegen die knorplige Endphalange wie gegen das bindegewebige Füllblastem der Fingerspitze nicht deutlich abgegrenzt. Die Bindegewebszellen liegen unvermittelt den Knorpelzellen der Endphalange an und gehen anderseits in die umgebenden Mesenchymzellen über, von denen sie sich nur durch ihre enge Aneinanderlagerung und ihren rötlichen Farbenton (Eosin) unterscheiden. Ihre zahlreichen Ausläufer verfilzen zu einem dichten Flechtwerk, in dessen Maschennetz kleine Spindelzellen eingelagert sind. Neben diesen charakteristischen spindligen Elementen finden sich auch grössere rundliche Zellformen, die mit der Thioninfärbung (Methode Kallius) die Reaktion der Knorpelzellen gaben.

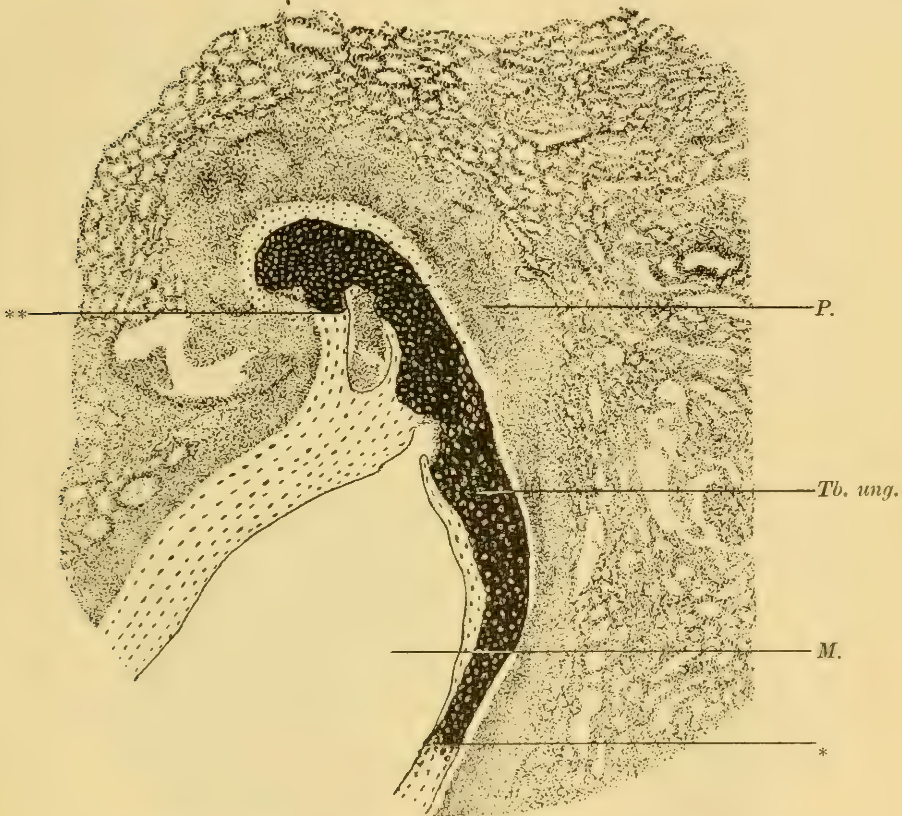
Schon bald nach ihrer ersten Differenzierung aus dem Mesenchym der Fingerspitze wandert die Tuberositas ung. auf die distale Kuppe und auch ein wenig auf die dorsale Fläche der Nagelphalange hinüber. Man findet infolgedessen auf einem Querschnitt durch die Phalangenspitze diese allseitig von dem Nagelhöcker umgeben, im Gegensatz zu der ursprünglichen volaren Lage der Tuberositas. Da jetzt auch das distale Ende der Phalange von der Anlage der Tuberositas eingehüllt ist, wird man in den am meisten distal gelegenen Schnitten nur den schmalen Querschnitt des Nagelhöckers erkennen können.

Mit der Wanderung der bindegewebigen Anlage des Nagelhöckers geht Hand in Hand eine Umwandlung ihrer zelligen Elemente. Während an der volaren Fläche der Tuberositas die Form der spindligen Zellen fast unverändert erhalten geblieben ist, nehmen sie an der dorsalen Seite, auffallend an Grösse zu. Gleichzeitig rücken sie auseinander und scheiden zwischen sich eine homogene Grundsubstanz ab. Da die zahlreichen Ausläufer der Zellen immer mehr schwinden, geht das ursprünglich verfilzte Aussehen der Grundsubstanz verloren. Dieser Umwandlungsprozess hat an der Dorsalseite des Nagelhöckers den höchsten Grad erreicht. Hier liegt eine schmale Lage homogener Grundsubstanz mit grossen, charakteristischen Knochenzellen, die dünne Faserzüge des gleichen Gewebes in die Tuberositas weit hineinsendet. Jedoch ist trotz der Anwesenheit von Knochenzellen die dorsale Deckplatte noch kein fertiger Knochen, da die Phalange sich ohne voraufgegangene Entkalkung sehr gut mikrotomieren lässt.

Die Umwandlung der Bindegewebszellen des Nagelhöckers in Knochenzellen geht einher mit einer Apposition von Knochensubstanz durch Zellen, die als dichte Lage von niedrigen polygonalen Elementen eine Hülle um die Tuberositas ung. bilden. Dieses primitive Periost ist nur auf der volaren Seite deutlich abgegrenzt, dorsalwärts gehen die Zellen in der hier auffällig vermehrten Zellmasse des embryonalen Zwischengewebes unter. Die Zellen, welche dem Nagelhöcker unmittelbar anliegen, verlieren ihre Osteoblasten-Gestalt und wandeln sich in die gleichen Knochenzellen um, wie sie aus den Bindegewebszellen der Tuberositas selbst hervorgegangen sind. Dieser Vorgang spielt sich jedoch anfangs nur auf der dorsalen Fläche des Nagelhöckers ab, erst später findet der gleiche Prozess auch an der Volarfläche statt. Die Osteoblasten wachsen mit Blutgefässen in die Anlage der Tuberositas ung. und fressen in die volare glatte Kontur zackige Vertiefungen hinein. Leboucq

sieht deshalb mit vollem Rechte in den Gefässen die Ursache für die Bildung von Löchern in der Tuberos. unguic. Da das Vordringen der »Periostknospen«, periostaler Osteoblasten mit

Figur 11.



Längsschnitt durch die Endphalange eines Neugeborenen. Haem. Eos. Das volare und distale Ende des Phalangenknochens unterscheidet sich von der übrigen Phalange durch seinen Zellreichtum und die blaue (Haematoxylin) Färbung. Die Zellen des Primordialknochens sind in Längsreihen angeordnet. Zwischen dem Bindegewebsknochen der Tuberositas unguicularis (Tb. ung.) und der Periostverdickung (P.) an der Spitze der Phalange ist ein schmaler Streifen periostalen Knochens eingelagert. An der volaren Fläche der Phalange (*) gehen Primordial- und Belegknochen ineinander über, während auf der höchsten Kuppe (**) stets eine scharfe Grenze zwischen dem Knochen der Tub. ung. und dem der Endphalange sichtbar ist. Im Innern der Phalange liegt eine grosse Markhöhle (M.)

Gefässen, zuerst nur auf der dorsalen Seite erfolgt, wird nur die dorsale Platte mit osteoider Substanz erheblich verdickt.

Der Gegensatz zwischen der dorsalen schmalen Lamelle aus osteoider Substanz bleibt auch weiterhin während der fötalen Entwicklung unverändert erhalten und schwindet selbst nicht mit Eintritt in das extrauterine Leben. Ebenso wie zu Anfang die dorsale Schicht durch ihre abweichende Färbung und die geringe Zahl der Knochenzellen in einem homogenen osteoiden Gewebe sich von der zellreichen übrigen Masse unterscheidet, kann man zu jeder Zeit der Entwicklung die Trennung des Nagelhöckers in zwei differente Schichten beobachten (Fig. 11). Die dorsale Fläche wird immer noch von einer dünnen Platte typischen Knochengewebes geliefert, die sich durch nichts von dem Knochen der Phalange unterscheidet und ohne Grenze in diesen übergeht.

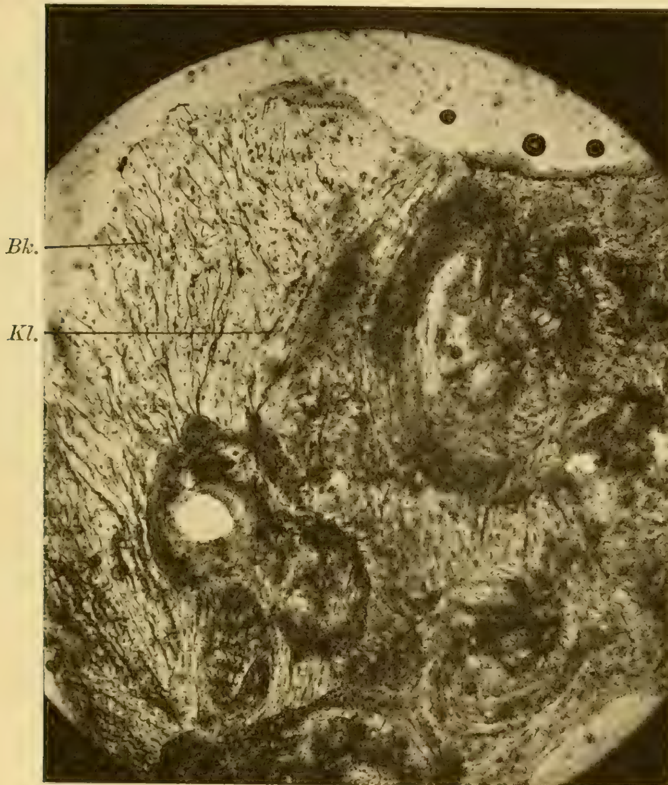
Auffallend verschieden von dem dorsalen Knochen ist der Bau der übrigen Tuberositas. Im Gegensatze zu der dorsalen Deckplatte finden wir hier eine grosse Zahl von Zellen angehäuft, die nach Grösse und Gestalt jenen bindegewebigen Elementen der primitiven Tuberositas entsprechen. Sie sind nur etwas vergrössert und durch die Ablagerung der homogenen Interzellularsubstanz auseinander gedrängt. Immerhin liegen sie noch so dicht, dass das Gewebe durch die übliche Hämotoxylinfärbung einen bläulichen Farbenton erhält.

Da die grosse Zahl der Zellen eine nahe Beziehung bedingt, verschwinden die trennenden Grenzen der benachbarten Zellen, und sie verschmelzen zu einer ungetrennten Masse. Die Verschmelzung betrifft vorwiegend nur solche Zellen, die dorsovolar hintereinander angeordnet sind, so dass dadurch Kanälchen im Knochen resultieren, in denen in bestimmten Abständen Zellkerne in Längsreihen angeordnet sind. Überall dort, wo ein Zellkern in dem Hohlgang gelegen ist, besitzt dieser eine bauchige

Anschwellung. Die Richtung dieser Protoplasmaschläuche, bezw. der Knochenkanälchen läuft von dorsal nach volar.

Auch beim Neugeborenen ist das Periost des Nagelhöckers durch seine exzessive Verdickung ausgezeichnet und besitzt

Figur 12.



Längsschliff durch die Endphalange eines Erwachsenen. Balsam. Die zentralen konzentrischen Knochenlamellen (Kl.) werden distal umgeben von dem Bindegewebsknochen (Bk.) der Tuberositas unguicularis.

immer noch die Eigentümlichkeit, auf der dorsalen Seite ohne Abgrenzung gegen das Zwischengewebe des Fingers zu sein. Proximalwärts geht es in das Periost der übrigen Phalange über.

Die knöcherne Tuberositas ung. des Erwachsenen besitzt einen histologischen Bau, der nur durch die Kenntnis ihrer Genese verständlich ist. Man kann die Strukturverhältnisse am besten an Trockenschliffen der Phalangenspitze studieren (Fig. 12).

Das Knochengewebe der Phalangenspitze des Erwachsenen ist von zahlreichen Haversschen Kanälen durchzogen, die von vielen konzentrischen Kreisen aus Knochenlamellen umgeben sind. Die Phalange endet nach aussen mit konvexen Linien, die je nach dem System der Lamellen, das unter ihr liegt, bald stark vorspringen, bald mehr eingezogen und flach erscheinen. Dieser deutlichen Grenzfläche der knöchernen Phalange sitzt peripherisch noch eine schmale Gewebsschicht auf, die sich durch das Fehlen des konzentrischen Lamellen-Systems und der Haversschen Kanäle von dem proximalen Knochen auffallend scharf abhebt. Knochenzellen sind zwar in der peripherischen Gewebsschicht in reichlicher Zahl vorhanden, doch mangelt ihnen das feine Netz von Ausläufern, die sonst dem Knochenkörperchen sein zierliches Aussehen verleihen. Auch erscheint ihre Form, soweit die in dem Schliff vorhandene Luft einen Rückschluss auf den Zellbau gestattet, nicht so schlank wie etwa die angrenzenden Knochenkörperchen der benachbarten Knochenlamellen.

Aber nicht diese anders geformte Gestalt der Knochenkörper bedingt den auffälligen Kontrast zwischen den beiden Abschnitten des Phalangenknochens. Wir vermissen vor allem die konzentrische Anordnung der Knochenkörperchen, die sonst stets in gleichen Abständen auf den Knochenlamellen verteilt sind. Statt dessen wird das peripherische Gewebe von einer grossen Menge dünner Kanälchen durchzogen, die an der Grenze der beiden Gewebsarten ihren Anfang nehmen und zum Teil bis an die äussere Oberfläche der Phalange zu verfolgen sind. Da der Inhalt der Kanäle mit Luft gefüllt ist, heben sie sich als tief

schwarze Stränge sehr deutlich gegen das umgebende Gewebe ab (Fig. 12). Jedes dieser Kanälchen sendet feine Ausläufer aus, die von Strecke zu Strecke mit Fortsetzungen der benachbarten Röhrchen in Verbindung treten. Es wird so ein zartes Netzwerk aus lufthaltigen Hohlräumen durch das Knochengewebe an der distalen Spitze der Endphalange gespannt. Die Kanälchen, die in proximo-distaler Richtung durch die Phalangenkuppe hindurchziehen, übertreffen die transversalen Hohlräume in solch beträchtlichem Grade, dass der Beobachter zuerst nur schwarze Faserzüge vom Zentrum der Phalange nach der distalen Peripherie ziehen zu sehen glaubt. Erst bei starker Vergrösserung werden die dünnen queren Stränge sichtbar. Keines dieser Kanälchen steht mit dem weiter nach innen gelegenen Knochengewebe in Verbindung, da immer durch die konzentrische Anordnung der Lamellensysteme eine scharfe Grenze geschaffen wird. Auch ist ja die Verlaufsrichtung beider Kanalsysteme nicht geeignet, leicht einen Übergang von dem distalen in das proximale Gewebe zu ermöglichen. Denn die Ebene, in der die grossen Hauptkanäle der äusseren Schicht verlaufen, steht senkrecht zu der Richtung der Haversschen Kanäle, der zentralen Achse jedes Lamellensystems.

Die Erklärung für den von der Norm abweichenden Charakter des Knochengewebes an der Phalangenspitze vermag allein die Ontogenese des Fingerskeletts zu geben. An der Phalangenspitze entwickelt sich die Tuberositas ung. auf durchweg bindegewebiger Grundlage. Die Abstammung von einer bindegewebigen Anlage lässt sich während der Ontogenese stets an der Beschaffenheit der Knochenstruktur erkennen, die sich in bemerkenswerter Weise von dem Primordialknochen unterscheidet. Von einer solch durchgreifenden Differenz, die noch am Skelett des Neugeborenen einen hohen Grad erreicht, muss natürlich auch eine Andeutung hinüber in das spätere Leben gerettet werden.

Die Tuberositas ung. ist nicht nur aus Bindegewebe entstanden, sondern bleibt zeitlebens nichts andres als verkalktes Bindegewebe. Die Zellen, die ursprünglich als Bindegewebszellen die Anlage der Tuberositas aufbauen, modifizieren ein wenig ihre Gestalt und bleiben in der verkalkten Grundsubstanz als Knochenzellen liegen (Fig. 7, 9). Die osteoide Grundsubstanz wird in Form von dünnen und schmalen Balken abgeschieden, die zwischen sich Raum für die Zellen lassen. Es wird so gleichsam ein Kanal gebildet, in dem von den Balken osteoider Substanz umgeben die modifizierten Bindegewebszellen liegen. Da die Zellen radiär angeordnet sind, entstehen dadurch Kanalsysteme von Röhren, die aus dem Innern der Phalange gegen die freie Spitze streben. Es erscheint dann in einem Knochenschliff ein Negativ jenes Kanales, da die Zellen durch die Anwesenheit von Luft in den Hohlräumen verdeckt werden (Fig. 12).

Auch die Bindegewebsknochen der Teleostier sind nach den grundlegenden Studien von Schmid-Monnard in ähnlicher Weise aufgebaut. Man kann gerade an dieser Wirbeltierklasse sehr schön die radiären Faserzüge erkennen, die im Innern mit längs gestellten Zellen angefüllt sind. Überall dort, wo eine Zelle der Wand des Knochens anliegt, ist der Hohlraum etwas vorgewölbt.

Voraussichtlich wird man in der ganzen Tierreihe den primordialen von dem bindegewebig präformierten Knochen deutlich unterscheiden und ihre charakteristischen Eigentümlichkeiten erkennen können. Besonders interessant sind hinsichtlich der Frage nach dem histiogenetischen Bau des Bindegewebsknochens die Reste der fossilen Reptilien. Man kann in den Zeichnungen, die C. Hasse einer Abhandlung über die fossilen Wirbel beigegeben hat, die gleichen Gewebseigentümlichkeiten konstatieren, die an der menschlichen Endphalange den Bindgewebsknochen vom knorplig vorgebildeten Knochen zu trennen erlauben. Auch die Wirbelkörper jener Reptilien sind in ihrer fertigen Gestalt

aus einem zentralen, knorplig vorgebildeten Knochen und einer peripherischen Hülle aus Bindegewebsknochen zusammengesetzt. Demgemäfs werden die zentralen, konzentrischen Lamellensysteme von einem Knochengewebe eingeschlossen, das von radiären Knochenkanälchen — ebenso wie an der menschlichen Endphalange — durchzogen wird. Auch die Natur der Knochenkörperchen in dieser bindegewebigen Knochenschicht hat Hasse ganz treffend erkannt, indem er sie auf Bindegewebszellen zurückführt. Während ihrer Umwandlung zu Knochenzellen behalten die Bindegewebskörperchen bei Thendontosaurus mehr den ursprünglichen Charakter einfacher Spindeln, während sie dagegen bei Nothosaurus in sternförmige Knochenkörperchen umgewandelt sind« (Hasse).

Bereits Henke und Reyher beschreiben die frühe Ossifikation der embryonalen Endphalange, die gar nicht mit dem allgemeinen Prinzip der distalwärts fortschreitenden Entwicklung übereinzustimmen scheint. Beide Forscher haben jedoch diesen Knochenkern in der Phalange selbst entstehen lassen und ihn mit dem Ossifikations-Zentrum der Phalangenspitze identifiziert. Nach unseren Beobachtungen erscheint allerdings am Skelett der Fingerstrahlen die erste Verknöcherung an der äusseren Peripherie, nur ist dieser Ossifikationspunkt nicht identisch mit dem Knochenkern an der Spitze der Endphalange. Denn dieser wird erst sehr viel später ausgebildet und ist völlig getrennt von jenem halbkreisförmigen Aufsatz der Endphalange, dessen knöcherne Umwandlung den ersten Knochen in dem Fingerskelett erscheinen lässt. Henke und Reyher haben aber gar nicht den Knochenkern der Endphalange ihrer Beschreibung zu Grunde gelegt, sondern sie zeichnen und erläutern einen Verkalkungsherd, dessen Grösse und Gestalt völlig mit der verkalkten Tuberositas unguicularis zusammenfällt. Sie haben in der Tuberositas, die erst sekundär mit der Endphalange in Verbindung tritt, irrtümlich den distalen Ossifikationskern des

Fingerskeletts, der einem überzähligen Segment gleichzustellen ist, gesehen. Henke und Reyher haben gar nicht die frühsten Stadien der Entwicklung zu Gesicht bekommen, sonst hätten sie sicherlich auch die Trennungsschicht zwischen knöcherner Tuberositas und Phalange erkannt. Augenscheinlich war an den von ihnen untersuchten Fingern der Entwicklungsprozess schon soweit vorgeschritten, dass die peripherische verkalkte Haube bereits mit einem verknöcherten Teil des Phalangenkörpers verwachsen war. Für solche Fälle ist dann der von Henke und Reyher gebrauchte Ausdruck der Pilzform der Endphalange wie geschaffen. Denn ebenso wie auf einem Pilzdurchschnitt der Hut des Pilzes den Stiel nach beiden Seiten weit überragt, reichen auch hier die beiden Enden der verknöcherten Tuberositas beträchtlich über die Seitenfläche der Phalange hinaus (Fig. 8d und 10).

Dadurch, dass die bindegewebige Tuberos. unguic. aussen an ihrer Peripherie in Knochen umgewandelt wird, wird um einen zentralen noch unverändeten bindegewebigen Kern eine ständig wachsende Schicht periostalen Knochens geschaffen. Den zentralen Abschnitt homologisiert Leboucq allein mit der Anlage der Tub. ung., da dieser durch fortdauerndes Wachstum zum Nagelhöcker anwachsen soll. Diese »konische Anhäufung kleinster platter Zellen« (Leboucq) ist nur an den Fingern älterer Embryonen sichtbar, denn erst nach der Wanderung der voluminösen bindegewebigen Tuberositas auf die Phalangenkuppe bildet sich die periostale Lamelle als Hülle eines unveränderten zentralen Bindegewebskernes aus, der je nach dem Stadium der Entwicklung mehr oder weniger von der periostalen Knochenbildung erdrückt ist. Es sind deshalb die Knochenhülle und der zentrale Bindegewebskern das Produkt der gleichen Anlage.

Die charakteristische Form der Endphalange mit ihrer pilzartigen Verbreitung erleidet mit der fortschreitenden Embryonal-

entwicklung Veränderungen, die im Prinzip auf eine Reduktion der breiten Tuberositas hinauslaufen. Die Oberfläche verliert ihre glatte Rundung, indem durch einwachsende periostale Osteoblasten mit Blutgefässen spitze Vorsprünge mit Vertiefungen abwechseln. Gleichzeitig bleibt die Tuberositas im Verhältnis zur Endphalange im Wachstum zurück, sodass mit dem Beginn des extrauterinen Lebens die knöcherne Tuberositas nur noch unmerklich die Seitenfläche der Endphalange zu überragen pflegt.

Das Röntgenbild von Händen der letzten fötalen Monate und Neugeborenen lässt deutlich die Grenze zwischen der knorplig vorgebildeten Endphalange und dem Bindegewebsknochen des Nagelhöckers erkennen. Später schwindet der Gegensatz, denn an Fingern jugendlicher Individuen ist der trennende Knochenstreifen nicht mehr sichtbar.

Leboucq beschreibt an den Endfingern der Phociden ein distales, lappenartiges Anhängsel, das von der ventralen Fläche der Fingerstrahlen als ein bindegewebiger Fortsatz abgeht. Vielleicht ist jenes Anhängsel der Pinnipedier der Tuberositas ung. an die Spitze zu stellen, da es gleich dieser aus Bindegewebe besteht und an der Volarfläche der Endphalange sich ansetzt. Die Tuberositas ung. hätte dann ursprünglich die Aufgabe gehabt, als eine Verlängerung des Fingerstrahles den gleichen mechanischen Zweck zu erfüllen, wie ihn Leboucq für die Endlappen der Pinnipedier substituiert.

Anderseits hat O. Hertwig gezeigt, dass alle bindegewebig präformierten Knochen von einem phylogenetisch alten Hautskelett ihren Ursprung nehmen. Nach dieser Theorie ist demgemäfs auch die Tuberositas ung. ein Rudiment des primitiven Hautskelettes.

Allgemeiner Teil.

Die embryonale Hand zeichnet sich in frühen Entwicklungsstadien durch eine stark ulnarwärts abduzierte Haltung aus, die solch extreme Grade anzunehmen pflegt, dass der erste Finger in der geraden Fortsetzung der Längsrichtung des Radius zu liegen scheint (Fig. 1). Dies Verhalten des ersten Fingerstrahles besitzt eine überraschende Ähnlichkeit mit dem Schema der Wirbeltierextremität, das Gegenbaur in seiner ersten Arbeit über die Morphologie der Gliedmafsen als Urform hingestellt hat. Alle übrigen Fingerstrahlen sind weit mehr ulnarwärts abgebogen, und zwar der fünfte Finger stärker als die übrigen. Die Abduktion des fünften Fingers erreicht solche extreme Grade, dass Längsschnitte durch die Extremität, die alle übrigen Metacarpi im Längsdurchmesser treffen, vom fünften nur Querschnitte abtrennen. Durch diese Abduktionsstellung wird der fünfte Metacarpus dem Triquetrum angelagert und kann erst später mit dem Hamatum in Berührung treten (Fig. 1, 2, 3). Die in der Ontogenese (Perna) und als Varietät beobachtete Zweiteilung des Triquetrums trennt ein Triquetrum ulnare von einer radialen Hälfte ab. Das Triquetrum ulnare reicht an der Ulnarfläche der Hand weit distalwärts und steht in innigster Beziehung zum Metacarpus, sodass es als das distale Carpale V aufgefasst werden muss. Das distale Carpale V folgt der Abduktionsbewegung des fünften Fingers nicht, es bleibt an seinem Platze liegen, um dort in die Anlage des Triquetrum aufzugehen. Wir haben deshalb in der ulnaren Hälfte des Triquetrums nicht einen Teil des Ulnare, eines proximalen Carpale, zu sehen, sondern müssen dieses vielmehr den distalen Carpalia als fünftes an die Seite stellen.

Ebenso wie das Triquetrum in der Ontogenese durch Verschmelzung von zwei getrennten Knorpelanlagen entsteht, setzt sich auch das Naviculare aus einem ulnaren und radialen

Knorpel zusammen (Fig. 2). Das Naviculare radiale reicht schon in der ersten Zeit der Knorpeldifferenzierung weit an der radialen Seite herab und grenzt hier unmittelbar an die Anlage des anfangs sehr kleinen Multangulum maj. Dieser enge Zusammenhang der beiden Knorpelkerne wäre meines Erachtens unmöglich, wenn man mit v. Bardeleben in dem radialen Teil des Naviculare ein proximales Carpale des hypothetischen Präpollex erblicken wollte. Ich glaube vielmehr, dass das Naviculare radiale nur für den Daumen bestimmt ist und das Analogon des Triquetrum ulnare darstellt. Ebenso wie dieses sicherlich als das distale Carpale des fünften Fingers gedeutet werden darf, halte ich auch das Naviculare radiale für das distale Carpale des ersten Fingers. Es sind demnach die selbständigen Carpalia für die beiden äusseren Finger des menschlichen Handskeletts in die proximalen Carpalia aufgegangen. Da aber alle distal von der zweiten Carpalreihe gelegenen Skelettstücke dem Metacarpus zugerechnet werden müssen, rückt das Multangulum maj. aus dem Carpus, zu dem es bislang als Carpale I gezählt wurde, in die Reihe der Metacarpalia. Schon an anderer Stelle haben wir der Ansicht Ausdruck verliehen, dass nach den Befunden am embryonalen Skelett nicht eine Phalange, sondern der Metacarpus durch sein Fehlen am Daumenskelett die charakteristische Verkürzung bedingt. Nun ist zwar der Metacarpus als Multangulum maj. vorhanden, aber er kommt so wenig den anderen Metacarpalknochen an Grösse gleich, dass dadurch die Länge des ersten Fingers reduziert erscheint.

Ich kann leider meine Hypothese der Metacarpusnatur des Multangulum maj. durch keine wichtigen Entwicklungsvorgänge der menschlichen Ontogenese beweiskräftiger gestalten. Ich will jedoch versuchen, gewisse Absonderlichkeiten in der Entwicklungsgeschichte des Multangulum maj. für die Deutung des Metacarpus zu verwerten.

Das Multangulum maj. ist derjenige Knorpel, dessen ontogenetische Anlage am spätesten in der distalen Carpalreihe sichtbar wird. Es ist ursprünglich das kleinste Carpalelement der zweiten Reihe, weit kleiner als das benachbarte Multangulum min. (Fig. 1, 2). Durch seinen ganzen Entwicklungsgang unterscheidet sich das Multangulum maj. in auffallendem Mafse von den übrigen Carpalien. Seine späte Differenzierung weist ihm eine besondere Stellung im Carpus an und lässt den Schluss zu, in dem Multang. maj. ein dem Carpus ursprünglich fremdes Element zu erblicken. Der langwierige Umwandlungsprozess, der endlich aus dem ersten Metacarpus das Multang. maj. geformt hat, wird veranschaulicht durch die späte Ausbildung des Knorpelkerns für das Multang. maj. Nur so wird es verständlich, weshalb das Multang. maj. nicht früher angelegt wird, zumal doch das Element in seiner Eigenschaft als Metacarpus gleich den übrigen Metacarpis schon vor der Entwicklung der Carpalia in knorpliger Anlage sichtbar sein müsste. Der gleiche Grund veranlasst auch meines Erachtens die relativ späte knorplige Differenzierung des Lunatum. Dieses hat ebenfalls schon einen langen Weg hinter sich, wenn es auf seiner Wanderung vom Unterarm unten im Carpus anlangt.

Die Gestalt des Multang. maj., mit dem es den ontogenetischen Entwicklungsgang einleitet, ist die eines Zylinders mit allseitig konvexen Grenzflächen (Fig. 2, 5). Das Multang. maj. besitzt deshalb nur im Beginn seiner Differenzierung die äussere Gestalt jener Skelettstücke, zu denen es trotz seiner durchgreifenden Umänderung immer noch gerechnet werden muss. Zwar sind die Metacarpalia der anderen Finger sehr viel länger, aber ihre Gestalt hat annähernd die gleichen äusseren Formen wie jener kleine Knorpelkern des primitiven Multang. maj.

So lange man die Grundphalange des Daumens für den ersten Metacarpus hielt, fehlte die Erklärung für den auffallenden Unterschied in der Gestalt der proximalen Epiphyse des ersten

gegenüber der der anderen Mittelhandknochen. Jene rauhe und gezackte Oberfläche, wie sie der Basis der vier ulnaren Metacarpis eigentümlich ist, geht der für den Metacarpus angesprochenen Grundphalange des Daumens völlig ab. Anderseits ist das Multang. maj. des knöchernen Carpus mit allen jenen charakteristischen Eigentümlichkeiten ausgestattet, die dem proximalen Ende der Mittelhandknochen ihre auffallende Gestalt verleihen. Ebenso wie die Basis der Mittelhandknochen besitzt das Multang. maj. sehr unebene und nach beiden Seiten spitzwinklig zulaufende Flächen. Auf einem Querschnitt durch die Basis eines Metacarpus und das Multang. maj., bei letzterem in einer radio-ulnaren Schnittrichtung, sind beide Skelettstücke nicht rund, sondern gleichmäfsig viereckig mit annähernd rechten Winkeln. Gleichzeitig macht die proximale konkave Gelenkfläche die Ähnlichkeit des Multang. maj. mit der Basis der Mittelhandknochen noch deutlicher.

Alle diese Beobachtungen sprechen sicherlich für die Auffassung, dass das Multang. maj. nichts anders als einen in den Carpus versetzten Mittelhandknochen des ersten Fingers darstellt. Wir haben uns den Platzwechsel dieses Skelettstückes in der ähnlichen Weise vorzustellen, wie sich nach den vergleichenden Untersuchungen Gegenbaurs die Einbeziehung des Intermedium antebrachii in den Carpus der Säugetiere vollzieht. Ebenso wie dort der von der Handwurzel weiter entfernte Unterarmabschnitt des Intermedium später völlig reduziert wird, scheint am Multang. maj. nur die proximale Basis des ersten Metacarpus der Reduktion, die den übrigen Teil des Mittelhandknochens befallen hat, entgangen zu sein. Es entspricht deshalb das Multang. maj. nicht einem ganzen Mittelhandknochen, sondern es ist nur der proximalen Basis homolog.

Diese allmähliche Rückbildung des ersten Metacarpus lässt sich auch an den Handwurzeln der verschiedensten Vertebratenklassen beobachten. Der Carpus enthält zum Teil ein Carpale I,

das sich durch seine schmale, lange Gestalt sehr auffallend von dem Multang. maj. des Menschen unterscheidet. Hierher gehört Echidna hystrix, sowie Talpa europaea. In anderen Fällen fehlt ein Carpale I, sodass jetzt der kleine, rückgebildete Daumen unmittelbar am Naviculare ansitzt.

Im Skelett von Bradypus tridactylus sind die Basen sämtlicher Mittelhandknochen zu einer breiten Kochenplatte verschmolzen (Cuvier). Auch der erste Metacarpus soll in dieser Masse aufgegangen sein, und man setzt einen deutlich abgehobenen, kurzen radialen Vorsprung auf sein Konto. Dem Carpus vom Bradypus fehlt nun seltsamerweise ein Carpale I.

Mit der völligen Reduktion des ersten Fingers schwindet auch das Carpale I aus dem Carpalskelett. Wenn dieses aber wirklich ein typisches Carpale wäre, dürfte es kaum so sehr durch die Reduktion seines Fingerstrahles beeinflusst werden, dass es völlig dem Untergang verfällt. Ein von vorn herein carpales Carpale wird niemals trotz Schwundes der Finger untergehen. Wir kennen Tierarten zur Genüge, bei denen der zweite oder vierte Finger völlig untergegangen ist, ohne dass sich die Zusammensetzung des Carpus irgendwie geändert hat. Es besteht unzweifelhaft eine gewisse Labilität in der Anlage des ersten Carpale, da äussere Einwirkungen, die an den übrigen Handwurzelknochen wirkunglos vorübergehen, am ersten Carpale leicht eine Reduktion hervorrufen. —

Aus dem Bestreben, die Ergebnisse der menschlichen Ontogenese mit phylogenetischen Beobachtungen in Parallele zu setzen, ist folgendes Schema hervorgegangen:

Radiale = Naviculare ulnare.
Intermedium = Lunatum.
Ulnare = Triquetrum radiale.
Ulnarer Randstrahl = Pisiforme.

Centrale = Centrale.
Carpale I = Naviculare radiale.
Carpale II = Multangulum min.
Carpale III = Capitatum.
Carpale IV = Hamatum.
Carpale V = Triquetrum ulnare.
Metacarpus I. = Multangulum maj.
I. Grundphalange = Metacarpus des menschlichen Daumens.

Ich will den ersten Abschnitt der vorliegenden Untersuchung nicht beenden, ohne darauf aufmerksam gemacht zu haben, welche Bedeutung die Kenntnis der Genese des menschlichen Carpus für die praktische Medizin besitzt. Mit der verfeinerten Röntgen-Diagnostik haben wir eine grosse Anzahl von Frakturen der Handwurzelknochen kennen gelernt, die sich bislang unserer Kenntnis entzogen haben. Besonders häufig sind Frakturen an den radialen Carpalknochen beschrieben worden, und zwar vor allem Frakturen des Naviculare. Da aber in der Ontogenese des menschlichen Carpus das Naviculare aus zwei nebeneinander gelegenen Knorpelzentren kombiniert wird, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass zuweilen eine Verwechslung einer Fraktur mit den nicht verschmolzenen beiden Navicularia unterlaufen kann. Auch die Persistenz des embryonalen Centrale mag leicht zur Annahme einer Verletzung Veranlassung geben.

R. J. Anderson hat deshalb schon vor einer Reihe von Jahren das Bedürfnis empfunden, einige genaue Unterscheidungsmerkmale zwischen Frakturen und Zweiteilung des Naviculare zu konstruieren. Anderson schliesst sich in seinen Sätzen völlig jenen an, die Gruber als prinzipiell wichtig bei der Erkennung einer Fraktur aufgestellt hat. Diese Schlussfolgerungen beider Anatomen bedürfen einer eingehenden Modifikation mit Rücksicht auf die Genese des Naviculare, da wir wissen,

dass auch die Trennungslinie des Naviculare radiale gegenüber dem Naviculare ulnare in derselben sagittalen Richtung verläuft, wie sie Gruber und Anderson als typisch für die Fraktur des Naviculare bezeichnet haben.

II.

Die Entwicklung der Muskeln.

Obwohl die Entwicklung des Handskeletts so häufig das Interesse der Forscher auf sich gelenkt hat, ist der Muskulatur an der menschlichen Hand vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte noch niemals die ihr gebührende Beachtung geschenkt worden. Dass die Muskeln der Hand wirklich im Vordergrund des wissenschaftlichen Studiums gestanden haben, beweist die Behandlung, die sie in zahlreichen vergleichenden Arbeiten gefunden haben. —

Die Muskulatur der Extremitäten wird als ein Abkömmling der ventralen Rumpfmuskeln angesehen. Untersuchungen an menschlichen Embryonen haben gezeigt, dass ebenso wie bei niederen Vertebraten auch in der Ontogenese des Menschen die Muskulatur durch ventrale Fortsätze der metameren Myotome in die Extremitätenknospe hineingeschickt wird. Analog dem Fortschreiten der Entstehung der Skelettknorpel von proximal nach distal herrscht auch in der Differenzierung der Muskeln das Gesetz der proximo-distalen Wachstumsrichtung. Jedoch wachsen die Muskeln nicht etwa aus einem proximalen einheitlichen Muskelblastem peripheriewärts hervor, sondern alle Muskeln gelangen dort zur Anlage, wo sie auch postembryonal zu finden sind. Nur durch die Ummodelung der

ganzen Extremität, die im Laufe des Embryonallebens aus dem gedrungenen, kurzen Leibesanhängsel einen schlanken und schmalen Arm schafft, wird die Grösse und Lage der Muskelindividuen verändert.

Die Muskeln der oberen Extremität sind früher als die der unteren Gliedmafsen deutlich differenziert. Die Ursache liegt hier ohne Zweifel an der früheren Ausbildung der kranialen Gliedmafsen, deren äussere Gestaltung stets der kaudalen beträchtlich vorauseilt.

Die ersten Muskelanlagen der oberen Gliedmafsen erscheinen am Gürtel der embryonalen Extremität. Von hier aus schreitet allmählich die Differenzierung der distalen Muskeln weiter fort, indem zuerst die Extensoren am Unterarm zur Ausbildung gelangen. Die Flexoren werden dagegen erst angelegt, wenn die Differenzierung der Extensorenmuskulatur zu einer Sonderung in einen proximalen Muskelbauch und einen peripherischen, sehnigen Abschnitt geführt hat. Der Unterschied der Differenzierung der Extensorenschicht gegenüber der Gruppe der Flexoren ist nicht durch Entwicklungsvorgänge der Extremität während der Ontogenese begründet. Die äusseren Formen sind ebensowenig wie die Skelettknorpel auf der lateralen Seite in der Entwicklung vorausgeeilt. Auch besteht kein Unterschied in dem Vordringen der Extremitätennerven. Der Radialis, der Nerv der Extensorenseite, ist niemals besser oder früher ausgebildet als die beiden Nerven der Flexorenmuskulatur. Die Ontogenese kann deshalb nicht den Aufschluss für dieses merkwürdige Verhalten geben, sondern wir müssen die frühe Ausbildung der Extensoren als die Vererbung einer phylogenetischen Eigentümlichkeit ansehen, da in der gesamten Wirbeltierreihe die Extensorenmuskulatur stets früher und besser entwickelt sein soll.

Die Anlage der Muskelgruppen ist auf die Innen- und Aussenflächen der primitiven Gliedmafsen verteilt, während dem

kranialen und kaudalen Rand jede Muskulatur fehlt. Deshalb sind die beiden Unterarmknorpel kaudal- und kranialwärts nicht von Muskelanlagen überdeckt, sondern liegen hier frei zu Tage. Aus der lateralen Anhäufung von muskelbildendem Material bilden sich allmählich die Extensoren des Vorderarms heraus, wogegen das mediale Muskelblastem aus seinem homogenen undifferenzierten Zustand in die einzelnen Elemente der Flexorenmuskulatur übergeht.

Die Extensoren des embryonalen Unterarmes zerfallen schon zur Zeit der frühesten Differenzierung in eine oberflächliche und tiefe Muskelschicht. Die oberflächliche Lage wird durch eine breite Muskelplatte gebildet, die vom Epicondylus lateralis distal abwärts zieht und über dem Carpus in ihre Endsehnen ausstrahlt. Bereits kurz nach der Entstehung der oberflächlichen Extensorengruppe zerfällt der gemeinsame Extensor durch eine in der Längsrichtung der Extremität über ihn hinwegziehende Furche in zwei ungleich grosse Teile. Der schmälere ulnare Abschnitt bildet sich in der Folge zum Extensor carpi ulnaris um, während der grössere Teil des oberflächlichen Extensor die Anlage des Extensor communis repräsentiert. Der Extensor communis geht in vier Endsehnen über, von denen je eine für einen der vier ulnaren Finger bestimmt ist. An seinem Ursprung vom Epicondylus lateralis humeri ist der Extensor communis mit der radialen Extensorgruppe innig verwachsen. Ob ursprünglich auch die distalen Abschnitte der Muskeln in näherer Beziehung gestanden haben, lässt sich in der Ontogenese nicht mehr erkennen. Es ist allerdings die Annahme nicht von der Hand zu weisen, dass, ebenso wie im oberen Teil des Vorderarms die Extensoren eine breite, ungetrennte Muskelplatte darstellen, auch der ganze übrige Vorderarm von einem einzigen M. extensor bedeckt wird. Wir würden dann in der menschlichen Ontogenese den gleichen Extensor long. vor uns sehen, wie er von Brooks und Eisler für die

Streckseite der Urodelen-Extremität als charakteristisch beschrieben worden ist.

Die Extensoren der tiefen Lage bilden eine anfangs nur wenig getrennte Muskelmasse, die ebenfalls durch eine Längsfurche in ein radiales und ulnares Muskelbündel gesondert wird. Seltsamerweise beginnt die Trennung stets unten in der Nähe des Carpus, um proximalwärts fortzuschreiten. Der ulnare Teil zerfällt bereits sehr früh in der Ontogenese weiter in einen Extensor pollicis longus, Extensor indicis propr. und den am weitesten ulnar gelegenen Extensor digit. V proprius. Dagegen bleibt der innige Zusammenhang des radialen Muskelkomplexes noch relativ lange Zeit gewahrt, er sondert sich erst viel später in den Extensor pollicis brevis und Abductor pollicis longus zu einer Zeit, wo schon alle übrigen Muskeln des Vorderarms ihre bleibende Gestalt angenommen haben. Eisler kommt auf Grund vergleichender Beobachtungen zu der Ansicht, dass der Extensor poll. brevis nicht als abgespaltene Portion des Abductor long. anzusehen ist, eine Annahme, die in der Ontogenese des Muskels keine Bestätigung findet. Aus dem ursprünglich gemeinsamen Muskel differenzieren sich zwei schmale Muskelbündel, der radiale Abductor long. und der kürzere Extensor poll. brevis. Während man bislang allgemein den Extensor digit. V proprius für einen abgespaltenen Teil des Extensor digit. comm. long. gehalten hat, beweist die Ontogenese, dass jene beiden Muskeln niemals im engeren Zusammenhang gestanden haben. Die Hypothese von Brooks und Eisler, die in dem Extensor propr. des fünften Fingers einen Abkömmling eines kurzen Extensor sehen, der seinen Ursprung vom Carpus weiter proximal zum Humerus hinauf geschoben hat, wird nicht durch einen vom Carpus entspringenden Extensor V proprius unterstützt. Wir können nur feststellen, dass der Extensor digit. V proprius zusammen mit dem Extensor indicis proprius und den

tiefen Daumenmuskeln eine gemeinsame Muskelschicht bildet. aus der sich später die einzeln Muskeln differenzieren.

Die Muskeln der Radialseite des embryonalen Unterarms sind ursprünglich zu einem dickbauchigen Muskel vereinigt, der auf der Streckseite des Vorderarms vom Epicondylus radialis zur radialen Fläche der primitiven Hand herunterzieht. Dieser gemeinsame Stammmuskel ist im oberen Drittel des Unterarmes mit dem Muskelbauch des Extensor communis innig verbunden. Erst kurz oberhalb des Carpus drängen die austretenden tiefen Muskeln für den Daumen die distalen Enden der Extensorenmasse auseinander. Durch die anfängliche Lage der Radialmuskeln auf der Extensorenseite ist der Radius völlig von Muskulatur entblösst (Fig. 16).

Die radiale Muskulatur wandert im Laufe der embryonalen Entwicklung von der Streckseite der Extremität auf die radiale Fläche über und wird durch diesen Prozess von den übrigen Streckmuskeln isoliert. Die Muskulatur der Radialseite erlaubt schon gleichzeitig mit ihrem ersten Auftreten eine Trennung in zwei gleiche Hälften. Diese Scheidung wird bewirkt durch den oberflächlichen Ast des N. radialis, der, den distalen Teil des Muskelkomplexes durchbohrend, an die Haut der Hand tritt. Da der Durchtritt des Ramus superficialis im unteren Drittel des Vorderarmes erfolgt, zerfällt anfangs nur der distale Teil der Radialismuskulatur in zwei Abschnitte, einen Brachioradialis und einen gemeinsamen Muskel für den Extensor carpi radialis longus und brevis. Proximalwärts vom Durchtritt des Ramus superficialis ist die gesamte Radialmuskulatur eine ungeteilte homogene Muskelmasse.

Bei der Trennung des M. extensor carpi radial. comm. in seine beiden Teilungsprodukte ist kein Nerv als ursächliches Moment anzuschuldigen. Man sieht proximal am Ursprung des Ext. carpi radialis eine seichte Rinne erscheinen, die eine oberflächliche Kerbe in dem dicken Muskelbauch be-

dingt. Diese Einziehung schreitet allmählich sowohl distalwärts wie in die Tiefe fort und führt zur Abschnürung zweier nebeneinander liegender Muskelindividuen. Etwa um die 9. embryonale Woche hat dieser Isolierungsprozess sein Ende erreicht, es ziehen jetzt drei vollkommen isolierte Muskelbündel an der radialen Seite des Unterarms entlang, die nur oben am Epicondylus lateralis noch zusammenhängen.

Der ungeteilte Extensor carpi radialis ist ein bei niederen Vertebraten und Säugern weit verbreiteter Muskel. Auch in der menschlichen Myologie gehört eine Verschmelzung der beiden Extensores carpi radiales zu den sehr häufig beobachteten Varietäten. Das variable Vorkommen einer Verbindung des Extensor carp. radial. longus mit dem Brachioradialis wird durch den trennenden Lauf des Ram. superficialis N. radialis hintangehalten. Fehlt dagegen der oberflächliche Ast des Radialis, ein bei niederstehenden Säugern häufiger Befund, so ist nur ein einziger M. extensor carpi radialis vorhanden, der in seiner homogenen Masse noch kein Anzeichen der Dreiteilung erkennen lässt. Aeby, dem wir die erste vergleichende Untersuchung der Muskeln des Vorderarmes und der Hand verdanken, hat deshalb mit Recht den M. brachioradialis als einen abgespaltenen Teil des M. extensor carpi radialis angesehen.

Die Muskeln der Beugeseite des menschlichen Vorderarms nehmen in der überwiegenden Mehrzahl ihren Ursprung vom Epicondylus ulnaris humeri in ähnlicher Weise, wie der laterale Epicondylus den Extensoren zum Ausgangspunkt dient. Ebenso wie auf der Extensorenseite des Unterarms nur die oberflächliche Schicht vom Epicondylus radialis entspringt, stehen auch auf der Flexorenseite allein die oberflächlichen Muskeln mit dem Epicondylus ulnaris in Verbindung, die tiefen Muskeln nehmen sämtlich ihren Ausgang vom Vorderarmskelett.

Es ist schon an anderer Stelle darauf hingewiesen worden, dass die Unterarmknorpel des menschlichen Embryo die bi-

zarresten Krümmungen aufweisen. In dem Maſse aber die allgemeine Entwicklung fortschreitet, werden die Anlagen an Ulna und Radius ihrer definitiven Gestalt ähnlicher. Die Ulna bewahrt noch am längsten die Zeichen ihrer anfänglichen Verbiegungen, indem sie gewöhnlich noch bis in den dritten Monat hinein deutlich nach der Extensorenseite konvex verkrümmt erscheint. Diese konvexe Wölbung der Ulna ist der Grund für die Differenzen in der Länge der Extensoren und Flexoren (Fig. 13 und 14). Wenn auch die dorsalwärts gewölbte Ulna nur verhältnismäſsig wenig gebogen ist, so ist es doch natürlich, dass die Extensoren, um an ihre peripherischen Insertionsstellen zu gelangen, einen viel grösseren Weg zurücklegen müssen als die Flexoren, die in gerader Linie zu den Fingern ziehen können.

Trotz des gemeinsamen Ursprunges der oberflächlichen Flexoren vom Epicondylus ulnaris humeri und der Durchflechtung ihrer proximalen Teile ist es nicht möglich, am embryonalen Vorderarm einen einzigen oberflächlichen Flexor zu erkennen. Stets ist die Entwicklung schon so weit vorgeschritten, dass immer eine Differenzierung der Muskelplatte in eine radiale und ulnare Hälfte stattgefunden hat. Die kraniale d. i. radiale Hälfte begrenzt mit der Radialmuskulatur eine breite Spalte in der Muskulatur des menschlichen Vorderarms, in deren Tiefe der knorpelige Radius in ganzer Länge sichtbar ist.

Der radiale Abschnitt der oberflächlichen Flexoren zieht vom Epicondylus ulnaris schräg abwärts zur Mitte des Radius und endet hier an der äusseren Kante des Knorpels. Da das Vorderarmskelett zu dieser Zeit noch aus auffallend kurzen Knorpelstücken besteht, ist der Muskel nur eine breite kurze Platte, deren relative Breitenentwicklung weit die Längenausdehnung übertrifft. Innerviert wird er von zwei Ästen des N. medianus. Von dem Muskelbauch hebt sich später ein

stumpfer Ausläufer ab, der über den Flexor pollicis longus schräg distalwärts zum unteren Ende des Radius vorwächst. Der Vorsprung entspricht dem muskulösen Teil des M. flexor carpi radialis, dem erst im Laufe der weiteren Entwicklung die schlanke Endsehne angefügt wird. Der ulnare Teil des primitiven Muskels erstreckt sich sekundär als schmales Bündel über das Vorderarmskelett hinaus bis an die Mittelhandknorpel, während die grosse radiale Partie ihre Insertion im distalen Drittel des Radius bewahrt. Zwischen beiden distalen Insertionen entsteht fortschreitend eine sich ständig vergrössernde Lücke, die erst mit dem Abschluss des Längenwachstums des Vorderarmskeletts die grösste Ausdehnung erreicht. Proximal hängen beide Muskeln zeitlebens durch Faseraustausch auf das innigste zusammen.

Der radiale Abschnitt der oberflächlichen Flexoren ist durch diese Vorgänge in einen Pronator teres und den schlanken M. flexor carpi radialis zerfallen. Beide sind ursprünglich zu einem Muskel vereinigt, der vom Epicondylus ulnaris zum untern Drittel des Radius hinabzieht und hier mit einer breiten Endplatte ansetzt. Mit der weiteren Differenzierung des ursprünglich homogenen Muskels löst sich der Flexor carpi radialis von ihm ab und sendet seine Sehne zum distalen Radiusende. An dem Modell von Bardeen und Lewis ist dieser Prozess gerade beendet. Beide Muskeln sind proximal noch völlig verschmolzen und strahlen erst weiter distal divergierend auseinander. Von dem Radius wandert der Muskel sekundär zum zweiten Mittelhandknorpel hinüber.

Der Pronator teres reicht in seiner embryonalen Form weiter hinab als man ihn beim Erwachsenen zu finden pflegt. Da gleichzeitig der Pronator quadratus ebenfalls die Höhe des postembryonalen Muskels übertrifft, so wird die Insertionsstelle des Pronator teres und Fl. carpi radialis der proximalen Grenze des Pronator quadratus so sehr genähert, dass jede trennende

Zone zwischen ihnen beseitigt ist. Es gehen die Fasern des proximalen Muskels allmählich in die Muskelzüge des queren Muskels über.

Die Trennung dieses primitiven Zusammenhangs wird vor allem durch das Wachstum der Unterarmknorpel bedingt, das aus den kurzen Skelettanlagen schlanke Skelettstücke macht. Da dieser Wachstumsprozess sich grösstenteils auf die distale Hälfte des Vorderarmskeletts beschränkt — die proximalen Teile sind in jeder Beziehung weiter differenziert — müssen natürlich auch diejenigen Muskeln Veränderungen erleiden, die näher dem unteren Ende des Vorderarms ansetzen. Durch solche Vorgänge rückt der Pronator teres scheinbar proximalwärts hinauf, während der breite Pronator quadratus der Peripherie der Unterarmknorpel genähert wird.

Ebenso wie in der menschlichen Ontogenese der M. pronator teres seine ursprüngliche distale Insertion mit einer weiter proximal gelegenen vertauscht, liefert auch die Stammesgeschichte der Tiere eine Fülle von Beweisen für einen analogen Wanderungsprozess. Über »die retrograde Wanderung des distalen Endes vom Pronator teres« hat eine vergl. anatomische Studie von Kolster uns volle Aufklärung gebracht. Vom distalen Radiusende, wo er noch bei Bradypus inseriert, geht er bei Ornitorhynchus auf die Mitte des Radius zurück, um schliesslich bei den Primaten an seiner typischen menschlichen Ansatzstelle anzugelangen.

Nach den Angaben von Leche sind bei Galeopithecus der Pronator teres und Flexor carpi radialis so innig miteinander verwachsen, dass man beide für die beiden Endsehnen eines einzigen Muskels ansehen möchte. Auch soll der M. flexor carpi radialis bei manchen Säugern schon am Carpus enden (Leche), um dann noch mehr jenem primitiven Muskel in der Ontogenese der menschlichen Extremität zu gleichen, der von dem Epicondylus ulnaris hinab zum Radiusende zieht.

Die ulnare Hälfte des oberflächlichen Flexor zerfällt schon in den frühesten Entwicklungsepochen in zwei ungleich grosse Teile, von denen der kleinere sich zum M. palmaris longus weiter entwickelt, während der Rest an der ulnaren Kante der Ulna als breite Anlage des M. flexor carpi ulnaris zum Pisiforme zieht. Beide Muskeln sind anfangs oben am Vorderarm innig miteinander verbunden und trennen sich erst allmählich in ihren distalen Abschnitten.

Der M. palmaris longus ist nach seiner Abspaltung von der gemeinsamen ulnaren Muskulatur ein auffallend kurzer Muskel (Fig. 13). Der dicke Muskelbauch endet schon hoch oben am Unterarm in einer kurzen Sehne, die sofort in das undifferenzierte embryonale Zwischengewebe, das die Muskelanlagen umgibt, übergeht. Obwohl doch der Vorderarm den kürzesten Abschnitt der oberen Extremität repräsentiert, reicht das distale Ende des Palmaris longus nicht bis zum Carpus hinab, sondern noch im Bereich des Vorderarms verliert sich die Endsehne in der bindegewebigen Umgebung. Erst später zieht eine ungemein dünne, sehnige Fortsetzung des Palmaris bis zum Carpus hinab und strahlt hier — noch bevor die Palmaraponeurose deutlich differenziert ist — in die Faserzüge des M. palmaris brevis aus. Da der Palmaris longus stets gleichzeitig mit den übrigen Vorderarmmuskeln angelegt wird. kann sein Fehlen nicht auf einer Aplasie beruhen. Die Reduktion des Muskels hat zuweilen schon bei Neugeborenen zu seinem völligen Untergang geführt.

Der Palmaris longus des menschlichen Embryos ist bei weitem nicht annähernd so entwickelt, wie man es mit Rücksicht auf die phylogenetische Bedeutung des Muskels hätte erwarten sollen. Während der Palmaris longus der niederen Vertebraten als ein breiter und voluminöser Muskel vom Epicondylus ulnaris humeri abwärts zu dem Fingerskelett zieht und hier in eine Endsehne für die vier ulnaren Finger aus-

strahlt, versorgt der M. palmaris longus des menschlichen Embryos niemals die distalen Glieder der Extremität mit Beugemuskulatur. Dieses Verhalten, das in gleicher Weise sämtlichen Extremitäten der Säugetierreihe eigentümlich ist, hat auch Eisler veranlasst, den Palmaris longus nur als einen »Schatten seiner ursprünglichen Proportionen gegenüber der tiefen, langen Beugemasse zu bezeichnen«.

In der menschlichen Ontogenese ist die Anlage des M. palmaris longus durch eine dicke Schicht embryonalen Bindegewebes von der unter ihm liegenden langen Flexorenmuskulatur getrennt. Eine Abspaltung des Palmaris longus von der homogenen Muskelmasse des Flexor digg. communis im Sinne der Hypothese Murrichs lässt sich in der menschlichen Ontogenese nicht nachweisen. Dagegen besteht noch lange Zeit eine breite Verbindungsbrücke zum M. flexor carpi ulnaris, der durch seine Breitenentwicklung den Palmaris longus bedeutend übertrifft. Die Ontogenese ist deshalb eine Bestätigung für die von Aeby vertretene Ansicht, derzufolge der Palmaris longus ein losgelöstes Bündel vom Flexor carpi ulnaris ist und nicht mit dem Flexor sublimis in Verbindung gesetzt werden darf. Sehr gut kommt dieser embryonale Zusammenhang an den Modellen von Bardeen und Lewis zum Ausdruck. An ihrem jüngsten Stadium fehlt jede Grenzlinie gegenüber dem benachbarten Fl. carpi ulnaris. Selbst dann, wenn die Differenzierung schon weite Fortschritte gemacht hat, lässt sich immer noch der Zusammenhang der proximalen Hälften beider Muskeln nachweisen.

v. Bardeleben hat auf Grund seiner ausgedehnten vergleichenden Untersuchungen allerdings auch den Palmaris longus mit dem M. flexor carpi ulnaris in nähere Beziehungen gebracht, sieht aber in beiden Muskeln nicht Teile eines einzigen primitiven Muskels, sondern lässt den Flexor carpi ulnaris als den ulnaren Teil des oberflächlichen Beugers entstehen. Dieser

Schluss v. Bardelebens ist natürlich vollauf berechtigt, wenn man vergleichend-anatomisch den Palmaris long. untersucht. Dient dagegen der embryonale Muskel als Ausgangspunkt der Untersuchungen, so findet man nicht etwa einen grossen Palmaris longus und einen aus ihm hervorgegangenen M. flexor carpi ulnaris, sondern der Palmaris longus ist stets weit weniger voluminös als der ihn ulnarwärts begrenzende Muskel.

Der M. flexor carpi ulnaris wandert mit dem Pisiforme, an dem er immer ansetzt, von dem ulnaren Rande des Carpus in die Vola manus hinein. Der N. ulnaris teilt beim menschlichen Embryo den Ursprung des Muskels in eine grössere äussere und kleinere innere Portion. Beide Abschnitte strahlen sofort nach dem Durchtritt des Nerven zu einem scheinbar ungetrennten Muskelbauch zusammen, der ohne irgend eine äussere Trennungslinie distalwärts zum Pisiforme zieht. Deshalb erscheint der M. flexor c. ulnaris an einem Rekonstruktionsmodell immer als ein homogener, voluminöser Muskel.

Wir haben schon an anderer Stelle darauf hingewiesen, dass die Nerven stets eine durchgreifende Trennung jedes Muskels bedingen. Einen solchen Einfluss übt auch der N. ulnaris bei seinem Durchtritt durch den M. flexor c. ulnaris aus. Untersuchen wir den Muskel auf Querschnitten, so fällt auf, dass der Muskel während seines ganzen Verlaufes in zwei verschiedene Teile zerfällt. Obwohl die beiden Ursprungsportionen des Muskels sich konvergierend nähern, tritt doch keine Verschmelzung ihrer Fasern ein, sondern beide laufen parallel neben einander zum Pisiforme hinab. Der mehr nach der Medianlinie gelegene Teil ist weniger voluminös als die breite äussere Ursprungsportion des Fl. c. ulnaris. Ausser durch diese Volumensdifferenz an dem proximalen Teil beider Hälften unterscheiden sie sich durch den schon kurz nach ihrem Ursprung erfolgenden Übergang der inneren Portion in eine schmale und lange Endsehne. Die Endsehne zieht an der

Innenfläche der ulnaren Muskelhälfte bis zum Pisiforme hinab, wo sie gleichzeitig mit dem ulnaren Teil des Flexor c. ulnaris endet, der erst kurz vor seiner Insertion in eine breite und dünne Sehnenplatte übergeht. Diese ulnare Sehne hebt sich auch noch nahe am Pisiforme deutlich von der median von ihr gelegenen rundlichen Endsehne des zweiten Ursprungskopfes des M. flexor c. ulnaris ab. Wenn auch in den letzten Monaten der Ontogenese eine innige Verschmelzung der beiden Teile des M. flexor c. ulnaris erfolgt, so bleiben doch noch am Muskel des erwachsenen Menschen die Anzeichen der Verschmelzung zweier getrennter Portionen erhalten. An der Innenseite des ungeteilten Flexor c. ulnaris zieht schon hoch oben vom proximalen Teil des Vorderarmes abwärts eine zylindrische Sehne, die fast bis zum Carpus von dem Muskelbauch der ulnaren Hälfte des Muskels begleitet ist. Es entspricht die lange, rundliche Sehne jenem medialen Teil des Flexor c. ulnaris, der durch den N. ulnaris von der übrigen Muskelmasse geschieden wird.

Wenn die Vereinigung der beiden Ursprungsportionen in der Ontogenese zufällig unterbleibt, so kann ein doppelter Flexor c. ulnaris zeitlebens Zeugnis ablegen von der Entstehung des Muskels aus zwei getrennten Abschnitten. Testut, der auch diese Varietät in seiner interessanten Zusammenstellung menschlicher Muskelanomalien beschreibt, erklärt den medialen selbständigen Abschnitt des M. flexor c. ulnaris als einen M. palmaris longus, der, statt in die Palmarfaszie auszustrahlen, am Pisiforme endigt. Eine solche Insertion des sonst charakteristisch ausgebildeten Palmaris longus spricht m. E. nur für die oben vertretene Ansicht, dass M. palmaris longus und M. flexor c. ulnaris in naher genetischer Verwandtschaft stehen. Ist dagegen neben dem normalen Palmaris longus noch ein Muskel vorhanden, der sich auf das innigste der inneren Fläche des M. flexor c. ulnaris anschliesst, so erscheint Testuts An-

nahme nicht berechtigt, dass es sich in solchen Fällen um einen überzähligen Palmaris longus handelt. Der Muskel hat mit dem Palmaris longus nichts als den Ursprung vom Epicondylus ulnaris gemein. Umsomehr aber entspricht er jenem medialen Teil des M. flexor c. ulnaris, der in der ersten Zeit der Ontogenese selbständig, später mit der ulnaren Ursprungsportion zu dem einfachen Muskel verschmilzt.

Ein doppelter Flexor c. ulnaris ist in der Tierreihe recht häufig anzutreffen. Nach den Angaben v. Bardelebens ist der Muskel bei einer grossen Anzahl von Säugetieren zweiköpfig angelegt und wird bei vielen niederen Säugern als ein vollständig doppelter Muskel angetroffen, der nicht selten von zwei verschiedenen Nervenzweigen versorgt wird. Die Reptilien besitzen nach Murrich ebenfalls einen doppelten Flexor c. ulnaris, dessen medialer und lateraler Teil den analogen Muskeln in der menschlichen Ontogenese entsprechen.

Die Entwicklung der Fingerbeuger.

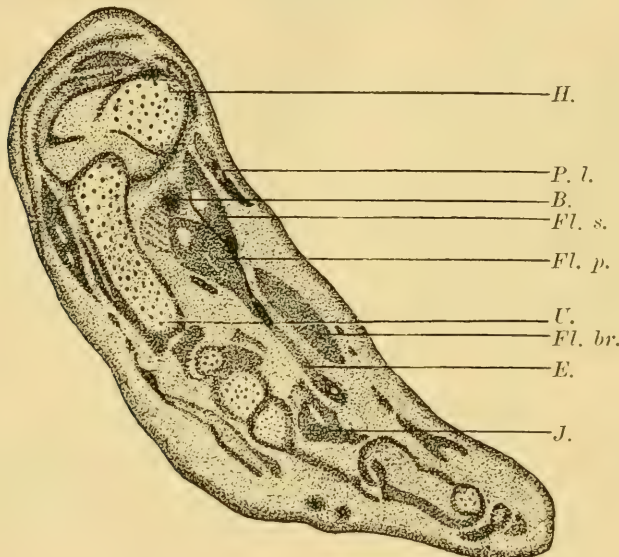
Die Mm. flexor digitorum sublimis und profundus stehen während ihrer Entwicklung in so regen Wechselbeziehungen, dass sie tunlichst gleichzeitig beschrieben werden sollen.

Fig. 13 ist einer Serie von Querschnitten eines jungen menschlichen Embryos entnommen. Durch die eigentümliche Adductionsstellung der oberen Extremität ist diese durch die Schnittführung in Sagittalserien zerlegt. Das Centrum des Sagittalschnittes wird ausgefüllt von der längsgetroffenen knorpligen Anlage der Ulna (U.), die sich distalwärts in die Knorpelcentren des Carpus fortsetzt, während der Epicondylus ulnaris humeri (H.) als proximale Grenze der Ulna vorgelagert ist.

Auf der Flexorenseite des Unterarms sind einige voluminöse Muskel-Längsschnitte zu erkennen. Am oberflächlichsten zieht

vom Epicondylus medialis ein kurzer Muskelstreifen distalwärts, der sich schon hoch oben am Vorderarm in dem embryonalen Zwischengewebe der Extremität verliert. Es handelt sich um den schon a. a. O. beschriebenen M. palmaris longus (P. l.). Unter ihm und von ihm deutlich durch einen weiten Zwischenraum getrennt, folgt ein zweiter Muskel, der ebenfalls seinen Ursprung

Figur 13.



Längsschnitt durch die rechte obere Extremität eines ca. 5wöchentl. menschl. Embryos. Boraxkarmin.

H. Humerus, distaler Teil — *Fl. br.* M. flexor digg. brevis
U. Ulna — *J.* M. interosseus
B. Blutgefäss — *P. l.* M. palmaris long.
Fl. s. M. flexor digg. subl. — *Fl. p.* M. flexor digg. prof.
E. Gemeinsame Endausbreitung der Mm. flexor subl. u. flexor prof.

Unter dem kleinen Palmaris longus (P. l.) liegt ein kurzer Flexor sublimis (Fl. s.), der mit dem Flexor profundus (Fl. p.) zu einer gemeinsamen Endplatte (E.) verschmilzt. Ein voluminöser Flexor brevis (Fl. br.) ist deutlich von diesen beiden Muskeln isoliert. Zwischen den Muskelbäuchen der beiden langen Flexoren ist ein Blutgefäss (B.) sichtbar. Humerus (H.), Ulna (U.) und ein Teil des Carpalskeletts sind völlig knorplig differenziert. Volar von den Metacarpalknorpeln ist ein M. interosseus sichtbar.

vom Epicondylus ulnaris nimmt (Fl. s.). Dieser Muskel geht schon in der Mitte des Vorderarmskeletts in eine breite Endsehne über, die sich sogleich mit der Sehne eines dritten, besonders starken, tiefen Muskels vereinigt (Fl. p.). In dem spitzen Winkel, der durch die Konvergenz der beiden übereinander liegenden Muskeln gebildet wird, liegt der Querschnitt eines arteriellen Blutgefässes (Fig. 13 B.).

Derjenige Flexor, der am menschlichen Vorderarm unmittelbar dem Skelett aufliegt, wird als M. flexor profundus bezeichnet. Ihm entspricht jener voluminöse tiefe Muskel. Er wird bedeckt von einer zweiten Flexorschicht, dem M. flexor digitorum sublimis

Distalwärts von dem Flexor sublimis hebt sich ein voluminöser Muskelbauch aus dem Bindegewebe hervor (Fl. br.). Das proximale Ende dieses Muskels reicht nur bis zur unteren Grenze der Vorderarmknorpel, während seine sehnigen Endzipfel an die vier ulnaren Finger ausstrahlen. Da der Muskel ein Beugemuskel mit typisch carpalem Ursprung ist, muss man ihn als Flexor brevis bezeichnen.

Dieser kurze Fingerbeuger ist ein breiter, dicker Muskel, der nicht über die proximale Carpalreihe hinaus auf den Unterarm hinaufreicht (Fig. 13 u. 14). Zwar liegt der Muskel am meisten volar in der Palma manus, aber nicht oberflächlich genug, um unmittelbar an die Haut zu grenzen. Es bleibt zwischen ihr und dem Muskel noch ein breites Intervall für das embryonale Bindegewebe. Da in diesem noch keine Differenzierung der Palmarfascie stattgefunden hat, lässt sich auch keine Beziehung zu einer solchen feststellen.

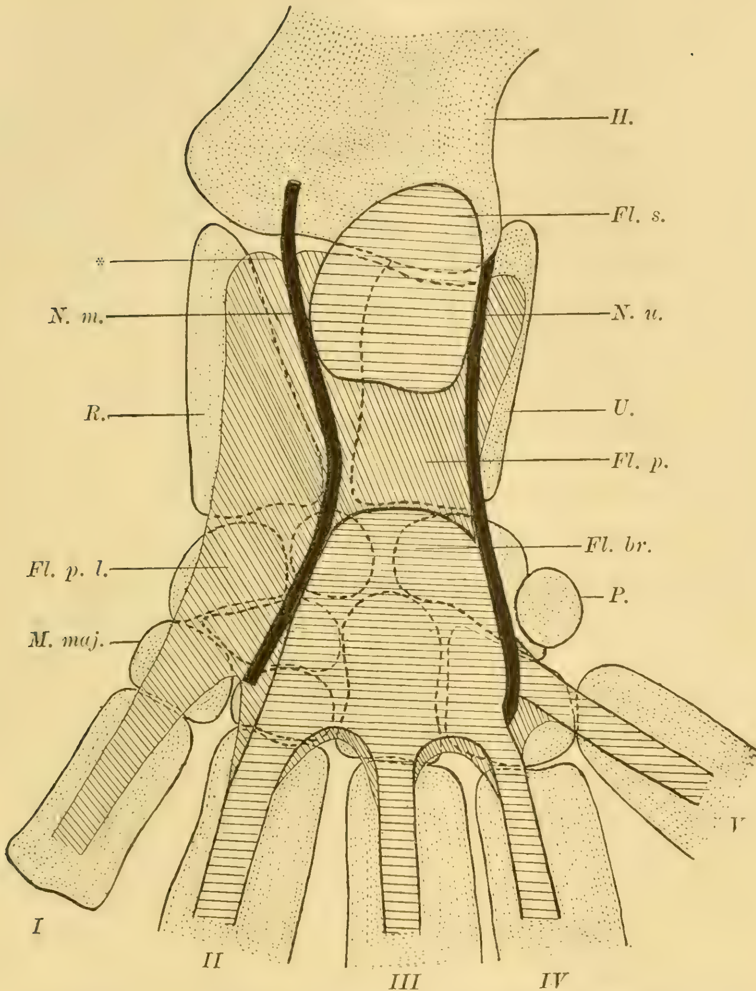
Das proximale Ende des Flexor brevis wird ebenso wie von der Hautoberfläche von den dorsal zu ihm gelegenen Sehnen des Flexor prof. und subl. durch eine breite Zone des hellen Zwischengewebes getrennt. Nach dem Unterarm zu grenzt er unmittelbar an das gleiche Bindegewebe, nur distal-

wärts hängt der Muskel durch seine 4 Endsehnen mit den ulnaren Fingern zusammen. Die Breitenausdehnung des Muskelbauches wird am besten durch das Schema Fig. 14 illustriert. Der Muskel füllt den ganzen Raum zwischen dem Medianus und Ulnaris in der Palma manus aus und ist deshalb vollkommen identisch mit jenem kurzen Muskel, der an einer Rekonstruktion von Bardeen und Lewis die embryonale Handfläche bedeckt.

Dasjenige Merkmal, welches im fertig entwickelten Muskelsystem der menschlichen Extremität eine Unterscheidung des oberflächlichen und tiefen Fingerbeugers erlaubt, ist in der Ontogenese als Wegweiser nicht geeignet. Der N. medianus trennt nämlich, obwohl er immer schon sehr stark entwickelt ist, in der frühen Ontogenese nicht die beiden Flexorenschichten, weil er nicht von dem embryonalen Fl. digit. sublimis bedeckt wird. Dieser Beuger reicht, da ihm noch das Caput radiale fehlt, radialwärts nur bis zum N. medianus. Auch ulnarwärts wird durch einen Nerven ein Grenzwall für den Muskelbauch des Flexor sublimis geschaffen, indem hier der Stamm des N. ulnaris eine Schranke setzt. Zwischen den beiden Nerven der Beugemuskulatur zieht der Flexor sublimis von seinem Ursprung am Epicondylus medialis zu der Sehne des tiefen Beugers hin, um gemeinsam mit diesem den Fingern ihre langen Beugemuskeln zu liefern. Ebenso wie der Flexor sublimis auf beiden Seiten vom Nn. ulnaris und medianus eingefasst ist, wird auch der Flexor brevis von jenen Nerven begrenzt (Fig. 14).

Der Flexor digitorum prof. ist deshalb nur bis zur Medianlinie von dem Flexor sublimis bedeckt. Denn während dieser am Medianus seine radiale Grenze erreicht, dehnt sich der Profundus als eine breite, ungeteilte Muskelplatte fast bis zum Radialrande des Radius aus. Der radiale Abschnitt dieser gemeinsamen Anlage wird später als ein selbständiger Flexor pollicis longus von der übrigen Masse abgetrennt (Fig. 14). Der

Figur 14.



Schema des Verlaufes der Flexoren am Unterarm und Hand eines ca. 5 wöchentl. menschl. Embryos.

H. Humerus | *Fl. s.* M. flexor digg. subl.
U. Ulna | *Fl. p.* M. flexor digg. prof.
R. Radius | *Fl. p. l.* M. flexor poll. long.
P. Pisiforme | *Fl. br.* M. flexor digg. brevis
N. m. N. medianus | *N. u.* N. ulnaris
M. maj. Multangulum maj.

Die beiden grossen Nervenstämme (N. m. und N. u.) flankieren oben am Unterarm den Flexor subl. (Fl. s.) und in der Hohlhand den von diesem unabhängigen Flexor brevis (Fl br.). Der Flexor subl. strahlt in den Flexor prof. (Fl. p.) über, der mit dem Flexor poll. long. (Fl. p. l.) eine breite, homogene tiefe Muskelplatte bildet. Die Abspaltung des langen Daumenbeugers wird eben durch eine seichte Einkerbung am proximalen Rande des tiefen Flexorenbündels (*) angedeutet.

Ursprung des breiten Muskels beschränkt sich allein auf den Vorderarm, von dessen beiden Knorpeln und der zwischen ihnen ausgespannten Membrana interossea die Faserzüge des primären Flexor profundus ausgehen. Demgemäss entbehrt auch der Flexor pollicis longus als radialer Abschnitt des tiefen Beugers seiner Ursprungsportion vom Epicondylus medialis humeri. Die ulnare Grenze des Flexor profundus fällt in ihrem distalen Abschnitte mit der freien Kante der knorpligen Ulna zusammen. Am proximalen Ende der Ulna reicht er jedoch noch etwas auf die ulnare und sogar dorsale Fläche hinüber, so dass in der ersten Zeit der Ontogenese der R. dorsalis N. ulnaris nicht zwischen Ulna und M. flexor carpi ulnaris, sondern zwischen diesem und dem M. flexor digitorum profundus herabzieht.

Der Flexor profundus ist in seiner frühesten Anlage ein breiter Muskel, der keine Andeutung seines späteren Zerfalls in mehrere Abschnitte aufweist. Diese Tatsache ist deshalb bemerkenswert, weil man einen von zwei Nerven versorgten Muskel allgemein in der Ontogenese aus zwei getrennten Anlagen entstehen glaubt. Beide Teile sind trotz ihrer verschiedenen Innervation ursprünglich zu einem einzigen ungetrennten Muskel vereinigt. Die Verschmelzung ist so fest, dass sogar beide Nerven in ihrem Muskelgebiet mit einander Anastomosen auszutauschen pflegen. Diese peripherische Verbindung der Flexorennerven spricht sicherlich für jene Ansicht, die im Medianus und Radialis nur Teilprodukte eines einzigen ventralen Nervenstammes erblickt.

Die Abspaltung des Flexor pollicis longus von dem tiefen Beuger beginnt zuerst an seinem distalen Ende etwa dort, wo über den Metacarpalknorpeln die gemeinsame Endsehne sich zu einer Sehnenplatte verbreitet, die den ganzen Carpus bedeckt. In der Folge löst sich auch der proximale Muskelbauch des Fl. poll. longus immer mehr ab, sodass schliesslich nur noch beide Muskeln mit ihren Ursprungsportionen zusammenhängen. Zwischen den beiden isolierten Muskeln liegt dann der N. medianus.

Ich habe eine Anzahl von Embryonen der letzten Fötalperiode einer makroskopischen Präparation unterworfen und stets den M. flexor profundus aus zwei nebeneinander gelegenen Teilen bestehend angetroffen. Es ging bei Embryonen und Neugeborenen ein bis auf den proximalen Ursprung isolierter Muskelbauch distalwärts in eine dünne Endsehne über, die ohne Beziehung zu der übrigen Beugermasse einen Flexor profundus zum Zeigefinger sandte. Der Nerv für diesen tiefen Zeigefingerbeuger wird durch einen Ast des N. medianus geliefert, während der Flexor profundus für die drei ulnaren Finger seinen Nerven vom Ulnaris empfängt. Eine solche Trennung des Flexor profundus ist jedoch nur ein Produkt der späten Ontogenese; anfangs bildet der tiefe Beuger mit den Muskeln für den I. und II. Finger eine einzige ungetrennte Muskelschicht Es hat sich demnach an dem tiefen Beuger für den Zeigefinger derselbe Prozess abgespielt, der auch am I. Finger zur Isolierung des Flexor longus geführt hat. Vielleicht haben wir es hier mit einem Entwicklungsgang zu tun, der erst in den höchsten Stufen der phylogenetischen Reihe beginnt und bestimmt ist, künftigen Geschlechtern einen tiefen Beugemuskel mit fünf isolierten Muskelbäuchen für jeden Finger der Hand zu liefern.

Die Trennung des Flexor pollicis longus ist eine Acquisition nur der höchsten Mammalia. Eine weitere Spaltung des Flexor profundus, die zur Isolierung des Flexor profundus indicis führt, scheint allein für den menschlichen Muskel charakteristisch zu sein. Es ist deshalb nicht berechtigt, dass Kohlbrügge den atavistischen Wert eines Flexor pollicis longus, welcher mit dem Flexor profundus verschmolzen ist, nicht anerkennt, sondern eher glaubt, in einer solchen »Entwicklungshemmung« ein zufälliges Bildungsprodukt sehen zu dürfen. Die Ontogenese hat in diesem Falle auf der niedrigen Entwicklungsstufe Halt gemacht und einen Zustand rekapituliert, wie er bei niederen Tieren ein normaler Befund ist.

Der Flexor digitorum profundus teilt sich an der Hand des menschlichen Embryos auffallend weit unten in seine Endsehnen. Fast bis zu den Metacarpalknorpeln zieht die ungetrennte gemeinsame Endsehne hinab und zerfällt hier in eine Sehne für den Daumen und die vier ulnaren Finger. Von dieser letzteren gehen dann die Endsehnen der Finger einzeln ab. Gegenbaur vergleicht eine als Varietät vorkommende tiefe Teilung der Profundussehnen mit der gemeinsamen Flexorensehne der niederen Affenarten, die sich auch erst am Metacarpus in ihre isolierten Endzipfel auflöst.

Die Endsehne des Fl. digitorum profundus ist in der frühen Ontogenese gleichzeitig die Sehne für den Flexor digitorum sublimis, denn der oberflächliche Flexor schickt schon in der Mitte des Unterarmes seine Sehnenfasern in die Sehne des tiefen Flexor hinein (Fig. 13). Da der Flexor pollicis longus noch nicht gegen den tiefen Fingerbeuger differenziert ist, so ist es nicht ausgeschlossen, dass auch vom oberflächlichen gemeinsamen Fingerbeuger Elemente in die Bahn der für den ersten Finger bestimmten Sehne einstrahlen.

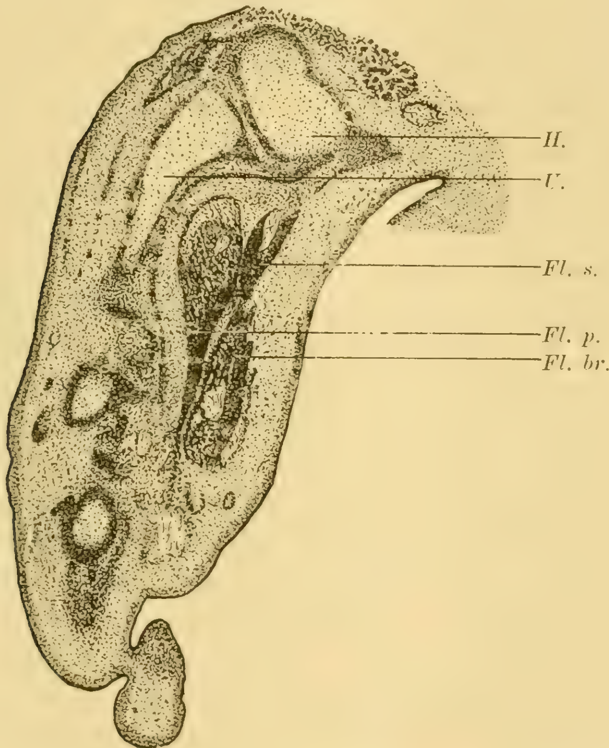
Volarwärts von jener Fingersehne, die durch Verschmelzung der beiden langen Fingerbeuger entstanden ist, zieht die Endsehne des Flexor digg. brevis an die Mittelphalange der vier ulnaren Finger. Die Sehne des Flexor brevis ähnelt in Lage und Gestalt ganz der Sehne des fertig entwickelten Perforatus.

Es muss jeden, der den embryonalen Flexor digitorum brevis in seiner imposanten Entwicklung betrachtet, überraschen, dass ein Muskel von solcher Ausbildung an der Hand des ausgewachsenen Menschen niemals Spuren seiner ontogenetischen Grösse hinterlässt. Der analoge Muskel in der Planta pedis ist doch immer als ein stattlicher Muskel vorhanden.

Die Frage nach der Art des Unterganges des Flexor brevis wird am besten durch einige Längsschnitte der oberen Extremität beantwortet werden. An dem Flexor sublimis der Fig. 13 fällt

auf, dass er, kurz bevor er sich mit dem Fl. profundus vereinigt, einen kleinen Vorsprung nach der ventralen Seite aussendet, der blind in dem umgebenden embryonalen Zwischengewebe endigt. Dieses Bindegewebe, das den Flexor sublimis von dem Flexor brevis der Hand trennt, wird bald (Fig. 15) von Gewebszügen mit sehnig muskulöser Beschaffenheit durchsetzt. Die

Figur 15.



Längsschnitt durch die rechte obere Extremität eines ca. 6 wöchentl. menschl. Embryos. Alauncochenille. (cf. Fig. 13.)

Der Flexor sublimis (Fl. s.) geht nicht mehr in die Endausstrahlung des Flexor profundus (Fl p.) über, sondern nähert sich schon dem Flexor brevis (Fl. br.), um mit diesem den Flexor digg. subl. in seiner späteren Ausdehnung zu bilden. Distal von der Ulna (U.) liegen knorplige Anlagen des Carpal- und Metacarpalskeletts. In den Muskelkomplexen sind Quer- und Längsschnitte von Ästen der grossen Nervenstämme sichtbar.

Fasern gehen aus von jenem volaren Fortsatz des Fl. sublimis, der sich aus dem unscheinbaren Vorsprung der Fig. 13 zu einem starken Ausläufer ausgebildet hat. Es wird durch das Vorwachsen des Fl. sublimis eine Verbindung mit dem distal zu ihm liegenden Fl. brevis der Hand angebahnt, die ihren Abschluss findet in einer völligen Verwachsung der beiden Muskeln. Gleichzeitig mit der Annäherung des Flexor sublimis an den Flexor brevis wird die Verbindung des oberflächlichen mit dem tiefen Beuger gelockert, so dass bei der endgültigen Verschmelzung des Flexor sublimis und Flexor brevis die ursprünglichen Beziehungen mit dem Flexor profundus völlig reduziert sind. Es erfolgt demnach durch diesen Vorgang eine allmähliche Überleitung der Muskulatur des Flexor sublimis in die Bahn des Flexor brevis.

Da sich der Umänderungsprozess schon zur frühesten Zeit der Muskelgenese abspielt, besitzt die Muskulatur der Neugeborenen die gleichen Verhältnisse, wie sie auch für den erwachsenen Menschen bekannt sind. Auch als Varietät findet man nie einen Flexor brevis von der Ausdehnung, wie er beim Embryo immer vorhanden ist.

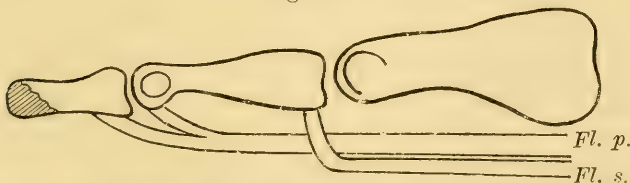
Die Spuren der Anwesenheit des embryonalen Flexor brevis lässt aber das Muskelsystem des Erwachsenen nicht vermissen. Testut u. a. haben zuweilen beobachtet, dass die Sehne des Flexor sublimis für den fünften Finger durch einen kurzen Muskel ersetzt wird, der am Carpus entspringt und an der Mittelphalange dort endet, wo die Insertion der fehlenden Sehne des Flexor sublimis gefunden wird. Testut nennt ihn wegen seiner Beziehungen zum Carpus zwar einen Flexor brevis, aber erklärt den Muskel durch eine Umwandlung aus dem Flexor sublimis entstanden. Seine Hypothese versucht Testut durch die Muskulatur niederer Vertebraten zu stützen und beruft sich auf einen Ausspruch von Meckel, dass der Flexor sublimis bei Sauriern und Batraciern seinen proximalen Ursprung mit

der carpalen Lage vertauscht hat. Ich kann mich auf Grund meiner ontogenetischen Beobachtungen nicht der Annahme Testuts anschliessen, sondern bin überzeugt, dass dort, wo wir beim Menschen als Varietät, oder bei niederen Wirbeltieren als normales Verhalten einen Beugemuskel mit typisch carpalem Ursprung antreffen, es sich immer um einen Flexor digitorum brevis handelt, der sich aus seiner phylogenetisch und ontogenetisch niederen Stufe nicht weiter entwickelt hat. Also der Flexor sublimis ist nicht zur Hand hinabgestiegen, wie Testut glaubt, sondern der Flexor brevis ist unverändert an seinem Platze liegen geblieben.

Ein Flexor brevis, der nach Volumen und Lage dem der menschlichen Ontogenese am nächsten steht, ist nach v. Bardeleben allein bei Hyrax noch vorhanden.

Während die Sehne des Flexor brevis am proximalen Ende der Mittelphalange ihre Insertionsstelle hat, zieht die lange Beugesehne als ein breiter und platter Sehnenstreif zur Peripherie weiter. Diese wird in der distalen Hälfte der Mittelphalange durch einen horizontalen Spalt in einen dorsalen und volaren Abschnitt zerlegt (Fig. 16). Die dorsal gelegene Sehnenhälfte verliert sich in dem perichondralen Gewebe des distalen Endes der Mittelphalange, die volare Sehnenplatte endigt dagegen an der Basis der Endphalange.

Figur 16.



Schema der Insertion der Flexorensehnen an den Phalangen eines ca. 11 wöchentl. menschl. Embryos.

Die Sehne des Flexor prof. (Fl. p.) teilt sich in zwei Endzipfel, von denen die eine an dem distalen Ende der Mittelphalange, die andere an der Endphalange ansetzt. Die Sehne des Flexor subl. (Fl. s) endigt dagegen schon im proximalen Abschnitt der Mittelphalange.

Die Zweiteilung der langen Beugesehne lässt sich noch mit Leichtigkeit nachweisen zu einer Zeit, wo der Fl. brevis schon längst mit dem Fl. sublimis zu einem langen Beugemuskel verschmolzen ist (Fig. 16). Jetzt setzt der Fl. sublimis dort an, wo vormals der Fl. brevis sein distales Ende erreichte, und die Sehne des Fl. profundus zerfällt über der Mittelphalange in zwei übereinander geschichtete Bündel. Mit den Vincula tendinum kann die dorsale zum Köpfchen der zweiten Phalange ziehende Sehne nicht verwechselt werden. Denn während jene mit der Beugesehne einen distalwärts geschlossenen Winkel einschliessen, sind die Schenkel des von den beiden Hälften der Profundussehne gebildeten Winkels nach der Peripherie offen (Fig. 16).

Dies sonderbare Verhalten der Profundussehne findet eine befriedigende Erklärung durch unsere Kenntnis der menschlichen Ontogenese. Wir haben festgestellt, dass die Sehnen des Fl. profundus ursprünglich auch die Endapparate des Fl. sublimis repräsentieren. Die Verbindung der beiden konvergierenden Sehnen ist eine so innige, dass sich im ganzen Verlaufe keine Trennungslinie erkennen lässt. Erst an ihren distalen Ansatzpunkten werden die beiden Sehnen wieder von einander isoliert und inserieren jede gesondert an verschiedenen Abschnitten des Fingerskeletts. Erfolgt später die Überleitung und Verschmelzung des Fl. sublimis mit dem Fl. digitorum brevis, so werden die distalen, sehnigen Enden, die dem Fl. profundus angeschlossen waren, nicht mit in den Fl. brevis hinübergeführt. Es bleibt deshalb noch weiter die Andeutung jener ursprünglichen Verbindung der beiden langen Beuger in der Zweiteilung der Endsehne des Fl. profundus erhalten, wenn schon lange Zeit der Fl. brevis seine Selbständigkeit aufgegeben hat.

Ein entsprechendes Verhalten der Endsehne des Flexor perforans soll nach den Angaben L e b o u c q s bei Otariden beobachtet worden sein, wo sie sich ebenfalls in zwei übereinander liegende Bündel teilt und zwei Insertionsstellen besitzt.

Der M. flexor digitorum sublimis steht in seiner embryonalen Entwicklung bedeutend hinter der Ausbildung des postembryonalen Muskels zurück. Er ist so wenig voluminös, dass er fast für den humeralen Kopf des Fl. profundus gelten kann. Seine Ursprungsbeziehungen erstrecken sich nur auf den zwischen den beiden ventralen Nerven gelegenen Raum, so dass sein radialer Rand nicht über die Mitte der Membrana interossea hinausreicht. Es geht deshalb dem Muskel das Ursprungsbündel vom Radius völlig ab, das am fertig ausgebildeten Muskel einen nicht unbeträchtlichen Teil auszumachen pflegt. Das Caput radiale des Sublimis tritt gegen Ende des dritten Monats an die vom Humerus herabziehende Portion und bedeckt erst jetzt als oberflächlicher langer Fingerbeuger die breite Profundusmuskulatur.

Im Gegensatz zu der Homologisierung des Fl. sublimis mit dem Fl. radialis (v. Bardeleben) besitzt der embryonale Sublimis keine Beziehung zum Radius, sondern verbindet sich kurz nach seinem Ursprung vom Humerus mit der Sehne des Fl. prof. Dagegen wird der Fl. prof. allen Ansprüchen gerecht, die v. Bardeleben an einen Flexor ulnaris stellt, denn sein Ursprung ist völlig auf die Ulna beschränkt.

Es gibt kaum ein Muskelgebiet am entwickelten Menschen, das in ähnlicher Weise wie die langen Fingerbeuger eine Fundgrube für Anomalien geworden ist. Ich will aus der Aufzählung Testuts einige Beispiele herausgreifen, um den innigen Connex zwischen Ontogenese und Varietät der langen Fingerbeuger kurz anzudeuten.

Bekanntlich ist der Fl. sublimis ursprünglich nur ein vom Epicondylus ulnaris humeri entspringender Muskel, der erst sekundär durch die Entwicklung der radialen Portion vergrössert wird. Dieses radiale Bündel ist in einigen Fällen auch beim Erwachsenen vermisst worden. Der Muskel gleicht dann völlig

dem Fl. digitorum sublimis der Primaten, denen nach den Untersuchungen von Kohlbrügge stets die radiale Ursprungsportion fehlt.

Trotz der Verbindung des Fl. sublimis mit dem Fl. brevis kann der anfängliche Zusammenhang mit dem tiefen Beuger noch in Gestalt eines Muskels erhalten bleiben, der von Gantzer als Accessorius ad flexorem profundum beschrieben ist Der Muskel wird stets von dem am Epicondylus medialis entspringenden Teil des Fl. sublimis abgegeben, analog dem primitiven Fl. sublimis, der vom Epicondylus medialis zu dem Fl. digit. profundus zieht. Im Muskelsystem vieler Säugetiere ist die Verbindung der beiden langen Fingerbeuger nicht völlig untergegangen. Testut fand bei einer Reihe von Primaten breite Faserzüge des Fl. sublimis, die in den Fl. profundus einstrahlten. Diese Verbindung kann bei Fleischfressern so hochgradig werden, dass beide langen Fingerbeuger nur Teile eines einzigen Muskels zu sein scheinen. Von besonderem Interesse ist die Angabe von Meckel, der bei dem Ornithorynchus beide Flexoren zu einem einzigen Muskel verschmolzen fand, dessen Endsehnen an die Finger ausstrahlen.

Man hat sich bislang nicht recht zu erklären gewusst, weshalb der oberflächliche Beuger zuweilen durch eine Zwischensehne unterbrochen wird. Der Muskel besteht in solchen Fällen aus zwei muskulösen Teilen, die in der Mitte des Unterarms durch eine breite Sehne verbunden sind. Testut fasst solche Varietäten unter der Bezeichnung »forme digastrique du fléchisseur superficiel« zusammen. Es hat natürlich an Erklärungsversuchen für den auffallend veränderten Fl. sublimis nicht gefehlt. So hat Humphry, wie ich dem Werke Testuts entnehme, diesen Fl. sublimis auf ein mechanisches Prinzip zurückführen wollen, indem er glaubt, dass durch eine Zwischensehne der Muskelbauch gleichmäfsiger am Unterarm verteilt wird. Testut neigt der Ansicht zu, dass vielleicht durch die Kompression von

seiten des voluminösen Fl. profundus eine Art Druckatrophie die Veranlassung zur Zwischensehne gibt.

Alle diese theoretischen Erwägungen werden durch die Kenntnis der Ontogenese des Fl. sublimis hinfällig. Denn die Zwischensehnenbildung findet ihre Erklärung in dem Ausbleiben der Verschmelzung der Muskulatur des primitiven Fl. sublimis und Fl. brevis, deren bindegewebiges Zwischenstück sehnige Beschaffenheit angenommen hat.

Es können unmöglich mechanische Gründe im Sinne von Humphry und Testut für die Bildung einer Zwischensehne im Fl. sublimis verantwortlich gemacht werden, da ein oberflächlicher Beuger in Gestalt eines M. biventer bei verschiedenen Tierarten als normaler Muskel vorkommt, ohne dass der tiefe Beuger exzessiv entwickelt ist. Am charakteristischsten scheint nach den Angaben von Meckel in dieser Beziehung der Fl. sublimis beim Lori geformt zu sein. Der Muskel zerfällt durch eine schlanke Sehne in der Mitte des Vorderarmes in eine proximale und distale Hälfte. Der distale Muskel entspricht dem Fl. brevis der menschlichen Ontogenese, da er gleich diesem die vier ulnaren Finger mit seinen Endsehnen versieht. Anderseits gleicht die proximale Hälfte dem embryonalen Fl. sublimis nicht nur durch ihren Ursprung vom Epicondylus medialis, sondern besonders durch ihre meist untrennbare Verschmelzung mit dem tiefen Beuger.

Die sekundäre Abtrennung des Fl. pollicis longus in der Ontogenese liefert die Erklärung für die sehr häufig beobachteten Varietäten, dass der Daumenbeuger mehr oder weniger innig mit dem Fl. profundus verbunden ist. Da die Trennung der beiden Muskel den mannigfachsten Varietäten unterliegen kann, erhält der Fl. pollicis longus bald Ursprungsfasern von der Ulna, bald beteiligen sich am Radius entspringende Bündel an der Bildung des tiefen Fingerbeugers. Die gleichen Verhältnisse findet man in der phylogenetischen Entwicklungsreihe.

In der Ontogenese spricht nichts für die von Windle und später durch v. Bardeleben vertretene Ansicht, dass die langen Fingerbeuger ihren anfänglichen Ursprung am Epicondylus medialis humeri aufgegeben haben und sekundär distalwärts auf den Vorderarm vorgerückt sind. Denn nur der unbedeutende embryonale Fl. sublimis erhält seine Muskulatur vom Epicondylus humeri, der Fl. profundus und der Fl. brevis stehen dagegen nicht mit dem Humerus in Ursprungsbeziehungen.

v. Bardelebens vergleichende Untersuchungen haben gelehrt, dass die bei den Säugern vielfach in zwei oder drei Schichten getrennten Beuger aus nur einer einzigen Schicht entstanden sind. Am Unterarm des menschlichen Embryos sind allerdings sofort mit der ersten Differenzierung alle Flexoren in verschiedenen Lagen getrennt sichtbar. Aber vielleicht ist die primitive Verbindung des oberflächlichen und tiefen Beugemuskels als eine Bestätigung der Ansicht v. Bardelebens anzusehen.

Die Vergleichung der distalen Muskulatur der oberen und unteren Extremität hat den Homologisierungsversuchen immer sehr grosse Schwierigkeiten in den Weg gelegt, weil Gestalt und Ausbildung der Hand- und Fussmuskeln ausserordentlich viel Gegensätze aufweisen. Während die tiefe Muskulatur beider Extremitäten völlig homolog ist, erhält die oberflächliche Schicht durch das Fehlen eines Fl. brevis an der Hand ein abweichendes Gepräge.

Diese Verschiedenheit schwindet, wenn wir die Extremitätenmuskulatur der frühen Ontogenese untersuchen. Der embryonale Fl. brevis manus ist ebenso wie der gleichnamige Muskel der Fusssohle ein breiter, dicker Muskel, der sich vom proximalen Teil des Carpus bis herab zu den vier ulnaren Fingern erstreckt (Fig. 14). Der kurze Beuger am Fuss ist nach Schomburgs Angaben ohne Verbindung mit den Anlagen der übrigen

Flexoren. Ihre Flankierung durch die beiden Endstämme des ventralen Nerven ist beiden Muskeln eigentümlich. Ebenso wie an der embryonalen Hand der Flexor brevis durch die Nn. medianus und ulnaris eingeschlossen wird, begrenzen den homologen Fussmuskel die Nn. plantares medialis und lateralis.

Der M. flexor digg. manus brevis unterscheidet sich von seinem Homologon am Fuss deshalb nur durch den Verlust seiner Selbständigkeit, da er als distaler Abschnitt des Fl. sublimis dem Muskelsystem des ausgebildeten Menschen einverleibt wird Eisler hat deshalb mit voller Berechtigung den Fl. digg. pedis brevis mit dem distalen Teil des Fl. digg. manus sublimis homologisiert und ist nicht der Ansicht v. Bardelebens beigetreten, dass der Fl. digg. pedis brevis nur in den variablen Rudimenten eines Fl. brevis manus sein Homologon besitze.

Die Muskeln der Hand.

Die vergleichend anatomische Bedeutung der kurzen Handmuskulatur ist durch zahlreiche Abhandlungen aus der Feder von Brooks und Ruge gewürdigt worden. Neuere Untersuchungen verdanken wir dann in erster Linie v. Bardeleben, deren Resultate in einem Schema in der übersichtlichsten Weise zusammengefasst sind:

1) Flexores breves superficiales,
2) Lumbricales,
3) Flexores breves medii,
4) Flexores breves profundi (Interossei).

Da in diese Übersicht sich auch die embryonalen Verhältnisse der kurzen Fingerbeuger des Menschen zwanglos einfügen, will ich in meinen Ausführungen dem Schema v. Bardelebens folgen.

Kurze Extensoren der Hand sind zu keiner Zeit der menschlichen Ontogenese vorhanden.

Die Flexores breves superficiales sind an der Hand des menschlichen Embryos zu einem starken Muskel verschmolzen, dem M. flexor digg. manus brevis (Fig. 16).

Die Lumbricales sind diejenigen kurzen Muskeln, deren Anlage neben den Flexores breves superficiales am frühesten deutlich differenziert ist. Ihre Entwicklung hängt auf das innigste mit den Endsehnen des Fl. digg. profundus zusammen. Mitten über den Metacarpalknorpeln bilden sie noch in der 6. Woche mit dem Fl. profundus eine homogene Blastemmasse, die als breite Platte die unter ihr liegenden Muskelschichten deckt. Kurz vor dem distalen Ende der Metacarpalia beginnt auf den Querschnittsbildern ein Zerfall des breiten Muskelbandes angedeutet zu werden, indem in der gemeinsamen Anlage in gleichen Abständen runde, konzentrisch geschichtete Zellanhäufungen sichtbar werden. Diese sind eingebettet in ein noch undifferenziertes Gewebe, das die Muskelanlagen bis zu ihrem distalen Ende begleitet. Die kleinen kreisrunden Querschnitte sind anfangs völlig einander ähnlich, sowohl ihre äussere Form als ihre feinere Zellstruktur zeigen keine Abweichungen. Aus diesen nebeneinander liegenden Zellsträngen gehen später die Sehnen des tiefen Beugers und die Mm. lumbricales hervor, indem zwischen je zwei Endsehnen des Fl. profundus ein Lumbricalis zu seinem distalen Ansatz zieht. Die distalen Abschnitte des Fl. profundus und der Lumbricales sind früher differenziert als ihre proximalen Teile, die noch beim Abschluss der individuellen Muskelentwicklung eine zusammenhängende Muskelplatte bilden. Allerdings können Verbindungszüge zwischen den distalen Enden der Lumbricales und den Sehnen des Profundus als Rudimente ihres embryonalen innigen Zusammenhangs erhalten bleiben.

Am Fusse ist nach den Untersuchungen von Schomburg der Entwicklungsgang der Lumbricales anderer Art. Die Muskeln treten hier erst sekundär mit dem Fl. digg. pedis longus

in Verbindung, indem sie in proximaler Richtung in die von den Endsehnen des Fl. digg. pedis longus gebildeten Winkel hineinwachsen«.

Der enge genetische Zusammenhang zwischen Fl. profundus und Mm. lumbricales kommt auch in der Art der Innervation beider Muskeln zum Ausdruck. Ebenso wie der Fl. profundus seine Nerven sowohl vom Medianus als Ulnaris erhält, teilen sich diese Nerven in der Innervation der vier Spulmuskeln, und zwar in einer Weise, dass der Medianus die beiden ersten, der Ulnaris die beiden anderen Lumbricales innerviert. Am Embryo lässt sich eine solche Scheidung meist nicht in ganz exakter Form bewerkstelligen, da häufig Nervenfasern auf nicht in ihr Rayon gehörende Lumbricales übergreifen.

Die Nervenfasern für die Lumbricales der Hand verlassen ihren Nervenstamm proximalwärts und strahlen in distaler Richtung in ihre Muskel aus. Würden die Lumbricales von der Peripherie zum Metacarpus vorgeschoben sein, so müssten auch die Nerven in der gleichen Weise in disto-proximaler Richtung in ihre Muskeln eindringen.

Eisler sieht in den Lumbricales die reduzierten, kurzen, oberflächlichen Flexoren der Grundphalangen, die sich in der höheren Tierreihe dem Flexor profundus angeschlossen haben. Es ist mir nicht möglich, diese Ansicht durch die menschliche Ontogenese zu bestätigen, da die embryonalen Lumbricales immer nur in der distalen Endplatte des Profundus zur Anlage gelangen.

Auch für die Ansicht Murrichs, der die Lumbricales als Derivate der oberflächlichen Schichte des Fl. brevis medius anspricht, fehlt der ontogenetische Beleg.

Die Flexores breves medii besitzen in dem Muskelsystem des Menschen nicht mehr jene Bedeutung wie an den Extremitäten der niedriger stehenden Vertebraten. Während bei den niederen Wirbeltieren die Flexores breves medii als eine stark entwickelte Muskelmasse der tiefen Muskelschicht unmittelbar

aufliegen, lässt sich, je weiter wir in der Reihe der Vertebraten aufsteigen, ein allmählicher Rückgang dieser Muskulatur beobachten. Es zerfällt der ungetrennte, breite Muskel in eine Anzahl schmaler, kurzer Muskelchen, die sich gegenseitig in ihrer Funktion der Fingerbewegung unterstützen. Der anfangs einheitliche M. contrahens manus lässt die Vielheit der Mm. contrahentes hervorgehen. Bei den höheren Vertebraten fallen auch die Contrahentes einer fortschreitenden Reduktion anheim, so dass sie nach Kohlbrügge den Primaten zum Teil schon gänzlich abhanden gekommen sind.

Die Bedeutung der Contrahentes für die Muskulatur des Menschen hat Ruge durch eingehende phylogenetische und ontogenetische Untersuchungen ins rechte Licht gesetzt. Ruge kommt auf Grund des Studiums der Fussmuskulatur des menschlichen Embryos zu dem Resultat, dass zwar die Contrahentes in ihrer ursprünglichen Form am menschlichen Fuss nicht mehr vorhanden sind, dass aber der Adductor hallucis nach seinem ontogenetischen Entwicklungsgang den letzten Rest der phylogenetisch mächtigen Contrahentes darstellt.

Die Beweisführung Ruges kann, obwohl sie am Fussmuskel angestellt wurde, fast ohne jede Modifikation auf die genetische Bedeutung des Adductor pollicis übertragen werden, da sich im Prinzip die gleichen Vorgänge an der Hand wie am Fuss abspielen.

Der Ramus profundus n. ulnaris trennt durch seinen queren Verlauf durch die Hand die Interossei von der volar liegenden Beugemuskulatur, deren tiefste unmittelbar an den Ulnaris grenzende Schicht von den Contrahentes gebildet wird. Der Ulnaris gleicht dem N. plantaris lat. am Fuss, der nach Brooks die Contrahentes von den Interosseis trennt. Bei einem Embryo aus der fünften Woche ist der Raum zwischen dem Fl. profundus und den Interosseis durch eine voluminöse Muskelmasse ausgefüllt, die vom ersten Finger bis zum Ulnarrand die

Vola manus durchquert. Eine Faserrichtung ist zu dieser Zeit der Ontogenese noch nicht deutlich zu erkennen. Von der Anlage der Interossei ist die Muskulatur durch den tiefen Ast des Ulnaris geschieden. Trotz des homogenen Aussehens der Muskelschicht lässt sich mit starker Vergrösserung eine grosse Zahl konzentrisch angeordneter Zellkomplexe isolieren, die durch ein umhüllendes Blastem zu einem einzigen Muskel vereinigt sind. Die schmalen Zellzüge sind genau so angeordnet wie die erste Anlage der Lumbricales und laufen auch parallel mit diesen Muskelchen in der Längsrichtung der Handachse. Ein proximales oder distales freies Ende ist nicht vorhanden, denn an beiden Seiten verliert sich jede Differenzierung in dem homogenen Muskelblastem. Volarwärts und von ihm deutlich geschieden liegt die Anlage des Fl. profundus mit den Lumbricales.

Ich habe die Anlage der Contrahentes, denn nur als solche kann diese Muskulatur gedeutet werden, niemals weiter entwickelt gefunden, sondern immer nur konstatieren können, dass von dem Culminationspunkt der ontogenetischen Ausbildung eine schnelle Reduktion die Muskelmasse an dem ulnaren Teil der Hand verschwinden lässt. Der Schwund der Muskelanlage beginnt am fünften Finger und schreitet radialwärts bis zum Mittelfinger fort. Der radiale Teil der Contrahens-Muskulatur verfällt nicht der Reduktion, sondern bleibt als Adductor pollicis erhalten.

Als letzter Rest der ulnaren Reduktion zieht bei einem Embryo aus der Mitte des dritten Monats ein breiter, sehniger Streifen vom dritten Metacarpalknorpel bis zur ulnaren Fläche des fünften Metacarpus. Dieser sehnige Streifen ist bei Hylobatiden besonders stark ausgebildet, er endigt angeblich am vierten Metacarpale (K o h l b r ü g g e).

Ich erblicke in der eigentümlichen konzentrischen Zellanordnung in der dichten Masse der Contrahentes eine Andeutung

an jene Contrahentes, die bei sehr vielen Affen als dünne und kurze Muskelchen die Interossei bedecken.

Der Adductor pollicis ist nach seinem ontogenetischen Entwicklungsgang ein Derivat der Contrahentes und birgt in sich die Reste mehrerer dieser primitiven Muskelchen. Es ist deshalb nicht angebracht, von dem Adductor pollicis als einem Contrahens primus zu sprechen, sondern er ist der verschmolzene Contrahens der drei ersten Finger.

Flexores breves profundi.

Die Flexores breves profundi sind als Mm. interossei in die Muskulatur der menschlichen Hand übergegangen. Ebenso wie ihre phylogenetische Bedeutung durch Ruge geklärt worden ist, hat auch ihre Ontogenese durch den verdienten Forscher eine eingehende Bearbeitung gefunden. Ruge hat, ausgehend von der Entwicklung der Interossei am menschlichen Fuss, ebenfalls die Genese der Interossei an der Hand in den Kreis seiner Untersuchung gezogen.

Die Interossei entwickeln sich aus einer gemeinsamen Muskelanlage, die in der Palmarfläche der Hand unmittelbar den Metacarpalknorpeln anliegt. Dorsale und volare Interossei entstammen der gleichen palmaren Anlage, aus der die dorsalen Interossei sekundär auf die Dorsalfläche vorwandern.

Nach Ruge sind die Interossei in einer einzigen Reihe angeordnet, in der nebeneinander die gesonderten Muskelanlagen sichtbar sind. Untersucht man jedoch noch jüngere Entwicklungsstadien, so lässt sich die Trennung der einzelnen Muskelanlagen nicht mehr aufrecht erhalten, alle Interossei, volare und dorsale, sind in eine einzige Muskelschicht aufgegangen, die sich von der Radial- zur Ulnarseite der Hand über die vier ulnaren Metacarpalia spannt. Später zerfällt die primitive Muskulatur in sieben isolierte Muskelchen, die in ganzer Ausdehnung getrennt

sind. Der Zerfall der homogenen Anlage der Interossei am Fusse ist auch von Schomburg beobachtet worden.

An die Trennung der einzelnen Muskelkomponenten schliesst sich ihre Lageveränderung unmittelbar an. Ein Teil der Interossei rückt ganz, wie Ruge es am Fuss beschrieben hat, auf die Dorsalfläche der Hand vor, indem sie durch die weiten Zwischenknorpelräume der Metacarpalia hindurchschlüpfen.

Ruge macht für die späte Wanderung der dorsalen Interossei Entwicklungsvorgänge an dem Knorpelskelett der Hand verantwortlich Nach seinen Beobachtungen an Glyzerinpräparaten stehen die Basen der Metacarpalknorpel ursprünglich in innigster Berührung und rücken erst später weiter auseinander, so dass erst jetzt durch die Verbreiterung des Zwischenknorpelraumes den Interosseis Gelegenheit zum Durchwandern gegeben werden soll.

Die Hypothese Ruges lässt sich mit den Ergebnissen der Extremitätenentwicklung nicht in Einklang bringen, da wir wissen, dass entgegengesetzt der Ansicht von Ruge die Metacarpalknorpel anfangs weit auseinander liegen und nur durch die fortschreitende Embryonalentwicklung einander genähert werden (Fig. 1—6). Für die Unabhängigkeit der Wanderung der dorsalen Interossei von den Metacarpalknorpeln spricht ausserdem die Tatsache, dass die Interossei noch nicht ihre Wanderung beendet haben, wenn die Metacarpalia sich bereits in ihrem proximalen Abschnitte berühren. Ich bin der Überzeugung, dass nur die Phylogenese eine Erklärung für den Lagewechsel der Interossei geben wird. Untersuchungen an Affenextremitäten versprechen die besten Aussichten, da die Interossei niederer und höherer Affen die gleichen Verschiedenheiten bieten wie die des embryonalen und entwickelten Menschen. Während nämlich bei Semnopitheci noch keine Trennung in Interossei dorsales und volares möglich ist, besitzen die Anthropoiden bereits den menschlichen gleiche Interossei (Kohlbrügge).

Die Interossei dorsales und volares unterscheiden sich schon zur Zeit der frühesten Differenzierung durch eine ungleiche Entwicklung, denn die dorsalen Interossei sind bedeutend voluminöser. Die Muskeln sind nicht dann erst stärker, wenn ihnen in den weiten Zwischenknorpelräumen bessere Gelegenheit zur Entwicklung gegeben ist (Ruge).

Die dorsalen Interossei verlassen nicht gleichzeitig die Palmarfläche der Hand. Am frühesten beginnt der dritte Interosseus seine Wanderung und ist demgemäss schon immer weiter dorsal angelangt als die übrigen Muskelanlagen. Ihm folgt unmittelbar der Interosseus I, ein durch seine besonders stark entwickelte Muskulatur charakteristischer Muskel.

Die Innervation der Interossei ist nur durch ihre Genese zu erklären, denn nur durch sie verstehen wir die Versorgung der dorsalen Muskeln durch ventrale Nerven. Ihre Nerven erhalten die Interossei von dem Endaste des Medianus und dem Ramus profundus des Ulnaris. Der Ulnaris ist fast ausschliesslich der Nerv für die embryonalen Interossei, nur die drei ersten Interossei — 2 dorsale und 1 volarer — werden vom Medianus innerviert. Auch an den Muskeln der Ontogenese bewegt sich die Innervation innerhalb recht weiter Grenzen, jedoch hat der Ulnaris stets das Übergewicht über den Medianus. Deshalb kann das Studium der embryonalen Verhältnisse keine Stütze für die Annahme von Brooks geben, derzufolge bei der Innervation der Interossei der Medianus durch den Ulnaris verdrängt werden soll.

Man braucht mit Rücksicht auf die inkonstante Innervation der Interossei nicht gleich mit Joung und Robinson (cit. nach Brooks) zu glauben, dass die Myotome in der Versorgung der Interossei mit Muskelelementen variiert haben oder dass gar zufällig eine anormale Innervation stattgefunden hat, denn wir wissen, dass Medianus und Ulnaris nur Teile eines einzigen grossen ventralen Nervenstammes darstellen.

Die Muskeln des Kleinfingerballens.

Die starke Entwicklung der Muskulatur des Kleinfingerballens kommt fast allein auf Rechnung des voluminösen M. abductor. dig. V. Der Abductor V bedeckt als ein breiter Muskel die ulnare Seite des Carpus und Metacarpus in solcher Ausdehnung, dass kein anderer Muskel des Kleinfingerballens neben ihm sichtbar wird.

Der Muskel liegt anfangs mehr an der Aussenfläche der embryonalen Hand und wandert mit dem Pisiforme, von dem er immer seine Ursprungsfasern erhält, in die Volarfläche hinein. Am Pisiforme tritt der Abductor V zwar durch einige Fasern mit der Sehne des Flexor carpi ulnaris in Verbindung, aber eine innige Beziehung der beiden Muskeln besteht selbst zur Zeit der ersten Muskeldifferenzierung nicht.

Vom Abductor V gedeckt zieht der M. flexor digit. V brevis vom Hamatum an die Grundphalange des fünften Fingers und gelangt erst in die oberflächliche Muskelschicht, wenn der mächtige Abductor in seiner Grössenentwicklung ein wenig zurückgeblieben ist. In seiner Breitenausdehnung steht der Flexor dig. V brevis nur wenig dem Abductor nach.

Der Flexor V entwickelt sich gleichzeitig mit dem Abductor aus einem gemeinsamen Muskelblastem, das durch seinen Zerfall in zwei nebeneinander liegende Schichten diese beiden Muskel hervorgehen lässt. Die Trennung der Muskeln beginnt in ihrem proximalen Abschnitt, wenn distalwärts noch ein undifferenziertes Muskelgewebe ein einheitliches primitives Blastem darstellt.

Der M. flexor dig. V brevis steht im Gegensatz zu Brooks Hypothese in keiner Beziehung zu dem embryonalen Flexor dig. manus brevis, der an sämtliche vier ulnaren Finger seine Endsehne schickt, denn die Kleinfingersehne dieses Muskels ist immer deutlich gegen die gemeinsame Anlage des Abductor und Flexor dig. V brev. isoliert.

Flexor und Abductor V brevis sind auch nach den Untersuchungen von Kohlbrügge Derivate eines einzigen Muskels, da bei den meisten Primaten beide noch in einem einheitlichen Muskel vereinigt sind.

Wie die beiden anderen Muskeln des fünften Fingers ist auch der Opponens durch seine erhebliche Grössenentwicklung ausgezeichnet; sein Querschnitt ist fast ebenso gross wie die Summe der Querschnitte des Flexor und Abductor. Gegen die gemeinsame Anlage dieser beiden Muskeln ist der Opponens stets deutlich isoliert. Auch die Faserrichtung der Muskelbündel kontrastiert schon am embryonalen Opponens gegen die gleichgerichteten Züge der ulnaren Muskelanlage.

Der embryonale Opponens reicht noch nicht weit auf die ulnare Fläche des fünften Metacarpus hinüber. Er bedeckt ausschliesslich die Volarfläche dieses Mittelhandknorpels und wird von der freien Ulnarseite durch die gemeinsame Anlage des Abductor und Flexor brevis zurückgehalten. Er wandert später unter dem Flexor V brevis hindurch an die Aussenfläche des Metacarpus V.

Der Opponens steht durch seine ursprünglich volare Lage in nahen Beziehungen zu den Interosseis. Man findet ihn in der Hand sehr junger Embryonen auf der Volarfläche des fünften Metacarpalknorpels als ulnaren Teil der gemeinsamen Interosseusanlage und kann beobachten, wie er sich von der Interosseusplatte ablöst und allmählich an die Aussenfläche des fünften Metacarpus wandert.

Der Opponens V ist deshalb der Interosseus dorsalis des fünften Fingers. Er teilt mit den übrigen dorsalen Interosseis die Eigentümlichkeit, dass er seine ursprünglich volare Lage mit einer später dorsalen vertauscht. Ebenso wie diese wandert er aus der Vola manus sekundär an die ihm bestimmte äussere Fläche des fünften Metacarpus, ohne allerdings soweit dorsal wie die Interossei zu gelangen. Er ist der einzige Muskel des

Kleinfingerballens, dessen Beziehungen zu der Anlage der Interossei noch während der Ontogenese beobachtet werden können. Die von ihm gesonderte Anlage des Abductor und Flexor brevis V lässt keinen Zusammenhang mit den Interosseis erkennen.

Die Muskeln des Daumenballens.

Die Muskulatur des Daumenballens besitzt in ihrer Entwicklung sehr viel Ähnlichkeit mit den Muskeln des fünften Fingers, denn auch am Daumen sind die oberflächlichen kurzen Beuger zu einer voluminösen Muskelanlage vereinigt. Von dem ersten Fingerstrahl divergiert eine breite Muskelanlage nach median und proximalwärts. Da die Bandapparate des Carpus noch nicht differenziert sind, endet sie oberhalb der langen Beuger des zweiten Fingers mit einer scharfen Begrenzung im embryonalen Zwischengewebe. Die Fasern strahlen zusammen zum distalen Köpfchen der ersten Grundphalange, dem Metacarpus I der gewöhnlichen Nomenklatur. Das erste Daumenglied ist anfangs nur so kurz entwickelt, dass die Entfernung, die die Muskulatur bis zu ihrem Ansatze zu durchlaufen hat, sehr gering ist.

Die kurze Muskulatur des Daumenballens bedeckt die Grundphalange des Daumens weit weniger als die Muskeln des erwachsenen Individuums, so dass der Knorpel in ganzer Ausdehnung frei zu Tage liegt. Auch der radiale Teil des Carpus ist durch keine Muskelanlage bedeckt, Naviculare und Multangulum majus werden nur an ihrer volaren und dorsalen Fläche von Muskeln überzogen.

Unter dieser Anlage der Daumenmuskeln ragt ein breiter Muskel hervor, dessen Faserzüge in querer Richtung die Vola manus durchziehen. Der Muskel endet als Adductor pollicis dicht neben der Insertion des oberflächlichen Muskelblastems am Köpfchen der Grundphalange. Die Anlage des Adductors ist

immer gegen die Anlage der übrigen kurzen Muskelanlagen des Daumens scharf abgesetzt, da die Sehne des Flexor pollicis longus beide Komplexe voneinander isoliert. Die homogene Daumenmuskulatur zerfällt erst in der späten Ontogenese in zwei Abschnitte, den radialen Abductor pollicis und den ulnar zu ihm gelagerten Flexor brevis pollicis. Beide liegen im Gegensatz zu den entsprechenden Muskeln am fünften Finger in einer Ebene und überdecken sich nicht gegenseitig. Der kurze Beuger des Daumens ist anfangs breiter als der Abductor, die Trennungslinie ist nicht durch die Mitte des einheitlichen Muttermuskels gegangen, sondern hat durch ihren der radialen Seite mehr genäherten Verlauf ungleiche Teilungsprodukte geschaffen.

In der fortschreitenden Embryonalentwicklung wird die ursprüngliche Trennung zwischen Flexor brevis und Adductor pollicis immer mehr verwischt, indem Fasern des Adductor unter der langen Beugersehne hindurch mit dem Flexor brevis in Verbindung treten. Diese geben meist ihren genetischen Zusammenhang mit dem Adductor auf und schliessen sich um so inniger dem Flexor brevis an. Ich fand bei der makroskopischen Präparation eines 8 monatlichen Fötus einen auffallend breiten Flexor brevis, der unter dem Flexor longus hindurch unmittelbar in die Muskelzüge des Adductor pollicis überging. Es war in diesem Falle die Loslösung der Adductorportion des Flexor brevis nicht erfolgt.

Die Zugehörigkeit zum Adductor pollicis gibt die Erklärung für die Innervation des tiefen Kopfes vom Flexor brevis. Während der oberflächliche Kopf des Flexor brevis, der am radialen Sesambein ansetzt, seine Nerven vom Medianus, dem Nerven der ungetrennten Daumenballenmuskeln erhält, tritt in den tiefen Teil des kurzen Beugers ein Ast jenes Ulnariszweiges ein, der den Adductor mit Nervenmaterial versorgt.

Obwohl die Verbindung der beiden Köpfe des Flexor pollicis brevis nur ein Produkt sekundärer Wachstumsvorgänge ist, kann

dieser Zusammenhang so innig werden, dass der Ulnaris sogar in die ursprüngliche Medianusmuskulatur übergreift (Brooks). Trotz dieser Innervation wird aber Flemmings Ansicht durch die Ontogenese bestätigt, dass der ursprüngliche Flexor brevis nur vom Medianus innerviert wird und erst später ein Teil des Adductor pollicis als zweiter Kopf an den Flexor brevis herantritt.

Der tiefe Teil des Flexor brevis gilt bei Henle, der beide Köpfe scharf voneinander sondert, als Interosseus volaris. Die Ontogenese kann sich der Auffassung Henles nicht anschliessen, sondern muss ihn dem Adductor und so den Flexores breves medii zurechnen. Auch Murrich sieht in dieser Portion ein Derivat des Flexor brevis medius.

Der M. opponens pollicis ist nichts anderes als der Teil der primitiven Daumenmuskulatur, der sich zuunterst von dem homogenen Blastem abschnürt. Der Muskel differenziert sich erst zuletzt, so dass seine Anlage noch wenig deutlich ist, wenn die anderen kurzen Daumenmuskeln bereits völlig ausgebildet erscheinen.

Der Opponens des Daumens unterscheidet sich von dem gleichnamigen Muskel des fünften Fingers durch seine wenig durchgreifende Trennung gegen die oberflächliche Muskulatur. Während er am fünften Finger stets als eine tiefe Schicht von der oberflächlichen Muskelanlage getrennt erscheint, hängt am Daumen die ganze Medianusmuskulatur anfangs auf das innigste zusammen.

Deshalb gelten auch für den Opponens des menschlichen Embryos die Sätze Kohlbrügges, die er den analogen Muskeln der Hylobatiden widmet: »Die Verbindung des Abductor brevis mit dem Flexor brevis und Opponens . . . ., sowie auch das Zusammenwachsen des Opponens mit dem Flexor brevis das sind alles Fakta, welche auf ein »Zusammengehören«, auf ein »Voneinander abgeleitet sein« dieser Muskeln hinweisen.«

Murrich leitet sämtliche Muskeln des Daumen- und Kleinfingerballens mit Ausnahme des Adductor pollicis von dem Flexor brevis superficialis her. In der Ontogenese besteht jedoch niemals ein Zusammenhang mit diesem überaus voluminösen Muskel. —

Das untenstehende Schema, das sich an die schematische Aufstellung v. Bardelebens anschliesst, soll neben einer kurzen Übersicht über die Entwicklung der menschlichen Handmuskulatur eine Vergleichung der ontogenetischen und phylogenetischen Ergebnisse anbahnen:

Phylogenese:	Ontogenese:	Entwickelter Mensch:
1. Fl. brevis superfic. .	Fl. brev. digg. manus	Distaler Abschnitt des Fl. digg. subl.
2. Lumbricales . . .	Lumbricales	Lumbricales
3. Fl. brev. med. . .	Contrahent. digg. manus	Adductor pollicis
4. Fl. brev. prof. . .	Interossei	Interossei und Muskeln des Daumen- u. Kleinfingerballens.

III.

Die Entwicklung des Plexus brachialis.

Da die peripherischen Abschnitte der Nerven schon mit den von ihnen versorgten Muskeln besprochen wurden, soll in dem letzten Abschnitt der vorliegenden Arbeit nur noch eine Übersicht über den Ursprung der Armnerven aus dem embryonalen Plexus brachialis gegeben werden.

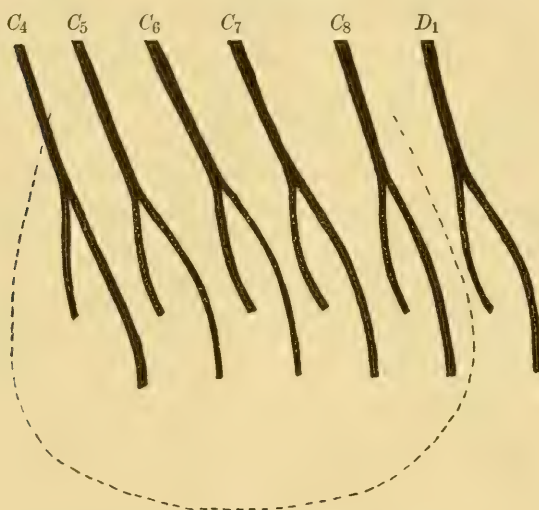
Ich habe den Bau des Plexus brachialis mit derselben Methode wie die Wurzeln des Plexus lumbosacralis untersucht (cf Gräfenberg 1904). Es wurde jeder Nerv vom Austritt aus dem Rückenmark bis an seine peripherische Endigung verfolgt und seine Beziehung zu dem gesamten Wurzelgebiet gezeichnet. Die Zeichnungen wurden auf Glasplatten übertragen und durch die Betrachtung einer Glasplattenserie im durchfallenden Lichte eine Übersicht über den Verlauf der Rückenmarkswurzeln zu gewinnen gesucht. Nach solchen Glasplattenmodellen sind die schematischen Zeichnungen (Fig. 17—19) konstruiert.

Die embryonale menschliche Extremität besitzt zur Zeit des Ursegmentstadiums noch kein Geflecht der Extremitätennerven. Vom Rückenmark ziehen metamere Nervenfasern zur Extremitätenanlage. Die spinale Nervenwurzel teilt sich in einen dorsalen schwächeren Zweig für die lange Rückenmuskulatur und einen stärkeren, ventralen Nerven, der für die Extremität bestimmt ist. Die ventrale Rückenmarkswurzel zerfällt am Übergang vom Rumpf zur freien Gliedmafse in eine parietale und viscerale Hälfte (Fig. 17), kurze Nerven, die mit kolbiger Verbreiterung schon am Ursprung der freien Gliedmafsen zwischen den Myoblasten endigen. In den distalen Abschnitten der Extremität werden die Nervenfasern erst sichtbar, wenn es zu Anastomosen der Nervenwurzeln und zur Plexusbildung gekommen ist. In der schematischen Textfigur 17 ist die Metamerie der Extremitätennerven dargestellt. Die primitiven Nervenstämme stehen in keiner gegenseitigen Beziehung. Die Extremitätenanlage erscheint durch die metameren Nervensprossen in eine Reihe von Segmenten zerlegt, in ähnlicher Weise wie durch die Myotomknospen eine Segmentierung bedingt wird.

In die primitive Extremität strahlen fünf Nervenwurzeln ein, die dem 4.—8. Cervicalnerven entstammen. Der erste Thorakalnerv liegt kaudalwärts von der Extremitätenanlage (Fig. 17).

Die Bildung des embryonalen Plexus brachialis beruht auf einer Verbindung der beiden Endigungen jeder ventralen Rückenmarkswurzel mit den entsprechenden Teilen der nächstfolgenden Wurzel. Es verbindet sich jeder viscerale Stamm der ersten Wurzel mit dem visceralen sekundären Teilungsprodukt der nächsten Wurzel. In analoger Weise treten auch die parietalen

Figur 17.



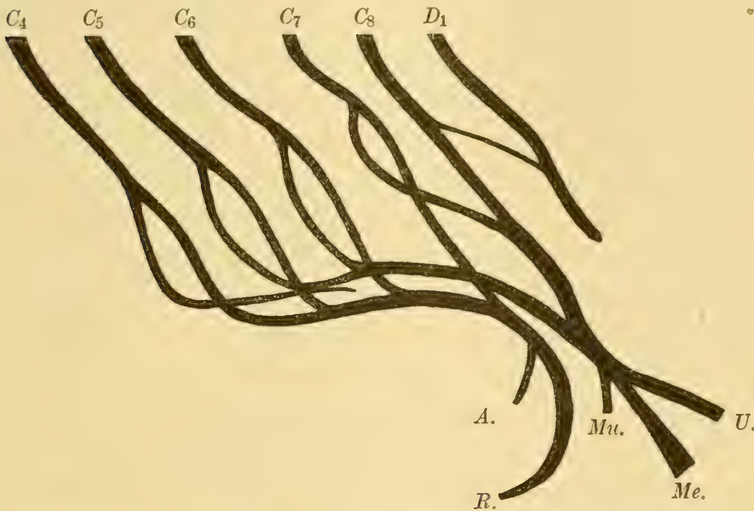
Schema des embryonalen Plexus brachialis. I. Metamerie der Nervenstämme.

Jeder der fünf letzten Cervicalnerven (C_4—C_8) sendet einen ventralen und einen lateralen Nervenstamm in die Anlage der Extremität. Der erste Thorakalnerv (D_1) strahlt nicht in die Extremität ein, deren Contour schematisch durch die gestrichelte Linie wiedergegeben werden soll.

Endäste zu einer langen Kette zusammen, die an der lateralen Seite des Extremitätengürtels entlang läuft. Es resultieren so zwei Hauptstränge des embryonalen Plexus brachialis, ein parietaler als Produkt der einzelnen parietalen Äste und ein visceraler, der durch die verschiedenen visceralen Nervenzweige zusammengesetzt ist (Fig. 18).

Diesem Schema passen sich aber nur die am meisten kranialwärts gelegenen Plexuswurzeln an, da diese allein in eine deutliche viscerale und parietale Hälfte zerfallen. So lässt der achte Cervikalnerv diese Trennung vermissen, er zieht vom Rückenmark ungeteilt zur Peripherie und strahlt hier in den

Figur 18.



Schema des embryonalen Plexus brachialis. II.

C_4—C_8 Cervicalnerven
D_1 Erster Dorsalnerv
A. N. axillaris
Mu. N. musculocutaneus
Me. N. medianus
U. N. ulnaris
R. N. radialis

Die dorsalen Stämme von $C_4 + C_5 + C_6 + C_7$ vereinigen sich zu einem grossen dorsalen Strang, aus dem Nn. radialis (R.) und axillaris (A.) hervorgehen. Ebenso entsteht aus den ventralen Abschnitten von $C_5 + C_6$ ein ventraler Strang, der mit dem Produkt aus C_7 ventral $+ C_8$ zu dem grossen ventralen Nervenstamm verschmilzt. Dieser geht alsdann in die Nn. ulnaris (U.), medianus (Me.) und den erst spät auftretenden N. musculocutaneus (Mu.) über. C_8 und D_1 stehen durch eine schräg absteigende Nervenschlinge in Verbindung. Der ventrale Abschnitt von C_4 hat sich eben von dem ventralen Hauptstamm abgelöst und begleitet diesen noch etwas abwärts. Der Plexus hat seine Ursprungsportion aus C_4 bereits zur Hälfte verloren und beginnt eben durch die feine Schlinge nach D_1 neue Beziehungen zum ersten Thorakalnerven (D_1) anzuknüpfen.

visceralen Strang des Plexus ein. Mit der Torsion der embryonalen Gliedmafsen muss natürlich auch der primitive Plexus seine ursprüngliche Gestalt modifizieren. Wir wissen, dass die anfangs parietalen Gebiete an der embryonalen Extremität durch ihren Stellungswechsel dorsalwärts verschoben werden. Diesem Wanderungsprozess folgen auch die Nervenwurzeln des Plexus brachialis, so dass der parietale Hauptstrang sich nach hinten wendet und jetzt an der dorsalen Seite des Plexus brachialis abwärts läuft, während der anfangs viscerale Stamm in eine zum Plexus ventrale Lage versetzt wird. Auch die beiden Endäste jedes Spinalnerven unterliegen der analogen Veränderung, so dass wir jetzt nur noch dorsale und ventrale Äste des metameren Spinalnerven unterscheiden können, die in der gleichen Weise den Plexus brachialis aufbauen, wie sie nach Patersons Untersuchungen das Nervengeflecht der unteren Extremität zusammensetzen helfen.

Der Plexus brachialis setzt sich immer aus den Wurzeln von fünf Rückenmarksnerven zusammen, die im Laufe der ontogenetischen Entwicklung einer fortschreitenden Variation unterworfen sind. Die primitive Form des Plexus brachialis wird von den Wurzeln der fünf letzten Cervicalnerven gebildet, die ihre visceralen und parietalen Endigungen in die Extremität einstrahlen lassen. Der erste Dorsalnerv beteiligt sich anfangs nicht an der Plexusbildung, seine Verbindung mit dem Plexus wird erst allmählich angebahnt durch eine feine Anastomose zwischen ihm und dem achten Cervicalis (Fig. 18). Später leitet dann der erste Dorsalis die überwiegende Masse seiner Nervenfasern in den Plexus über, indem aus jener dünneren Verbindung mit C_8 ein kurzer dicker Nervenstrang wird.

Die Fünfzahl der Plexuswurzeln bleibt unverändert, auch wenn der erste Thoracalnerv mit in den Plexus brachialis einbezogen wird, da zur gleichen Zeit der vierte Cervicalnerv seine Verbindung mit dem Plexus brachialis aufgibt.

C_4 strahlt anfangs in der gleichen Weise wie die übrigen den Plexus zusammensetzenden Cervicalnerven mit einer dorsalen Wurzel in den dorsalen Hauptstamm über, während seine ventrale Hälfte die erste Komponente für den ventralen Stamm des Plexus brachialis darstellt. Aus den beiden Hälften von C_4 gehen zwei Hauptstränge für den Plexus hervor, an die sich weiter kaudalwärts die entsprechenden Teile der anderen Plexuswurzeln anschliessen.

Die Wurzeln des vierten Cervicalnerven lösen allmählich ihre Verbindung mit den beiden Hauptstämmen des Plexus brachialis. Zuerst schwindet die Verbindung mit dem ventralen Stamm, so dass die ventrale Hälfte von C_4 jetzt nicht mehr mit C_5 ventral zusammenfliesst, sondern sie zieht dicht neben dem ventralen Abschnitt von C_5 kaudalwärts und entbehrt jeder Verbindung mit C_5 (Fig. 18). Dagegen wahrt der dorsale Teil von C_4 etwas länger seinen Zusammenhang mit dem dorsalen Hauptstrang und repräsentiert deshalb in der schematischen Fig. 18 auch noch die erste Wurzel für den Plexus brachialis.

Die ersten Wurzeln des Plexus brachialis entstammen in dieser Entwicklungsperiode verschiedenen Cervicalnerven. Der dorsale Hauptstamm beginnt mit dem vierten Cervicalnerven, der ventrale dagegen erst mit der ventralen Hälfte von C_5. Später ist auch die dorsale Wurzel von C_4 völlig der Reduktion anheimgefallen, der Plexus brachialis erhält dann seine ersten Nervenfasern vom fünften Cervicalnerven (Fig. 19).

Die dorsalen Nervenäste des fünften und sechsten Cervicalis strahlen isoliert in den dorsalen Hauptstrang des Plexus ein, der vom vierten Cervicalnerven ausgegangen ist. Auch der dorsale Teil des siebenten Cervicalnerven geht in den dorsalen Cervicalstrang über, der sofort nach der Vereinigung mit ihm in den grossen dorsalen Armnerven, den Radialis, umbiegt. Vom Stamm des Radialis geht fast gleichzeitig der N. axillaris ab. Dagegen vereinigt sich der ventrale Ast von C_7 nicht direkt

mit dem ventralen aus C_5 und C_6, sondern er geht in diesen erst nach erfolgter Verschmelzung mit der Wurzel von C_8 über. Aus der Vereinigung der ventralen Wurzeln C_7 und C_8 mit dem ventralen Hauptstrang entspringen zwei Nerven, der kraniale Medianus und der kaudale Ulnaris. Der Stamm des Musculocutaneus erscheint durch einige winzige Nervenstämmchen angedeutet, als kräftiger Nerv wird er erst ein wenig später sichtbar (Fig. 19).

Der Radialis erhält demnach seine Fasern aus den radialen Abschnitten von $C_4 + C_5 + C_6 + C_7$, eine Beziehung zu C_8 oder D_1 ist in der frühen Ontogenese nicht festzustellen. Ebenso wie der Radialis nur vier Nervenwurzeln besitzt, ist auch der ventrale Armnerv mit seinen beiden Enden, dem Ulnaris und Medianus, nur aus vier Wurzeln zusammengesetzt, denn das Ursprungsgebiet der ventralen Nerven reicht vom fünften bis achten Cervicalnerven. Die beiden grossen ventralen Nerven des Vorderarmes entspringen gemeinsam mit dem ventralen Musculocutaneus aus einem ungetrennten ventralen Hauptstrang des Plexus brachialis. Zu den dichotomischen Endästen des ventralen Stammes, dem primitiven Medianus und Ulnaris gesellt sich ein wenig später als dritter Endzweig der kleine Musculocutaneus hinzu.

Der erste Thoracalnerv sendet anfangs keine Nervenelemente in den Plexus brachialis. Er steht nur mit der Wurzel von C_8 durch einen ausserordentlich feinen Strang in Verbindung, der weniger ein Teil von D_1 als ein von C_8 an D_1 abgegebener Zweig zu sein scheint. Seine Verlaufsrichtung, die auch in der schematischen Figur 18 zum Ausdruck gekommen ist, zieht in schräger Linie von C_8 nach vorn und kaudalwärts. Die schräg absteigende Portion von C_8 läuft genau so zu D_1 wie an dem von His rekonstruierten Plexus brachialis. Auch an dem Modell von His wird man eher glauben, dass C_8 zu D_1 einen Teil seiner Nervenfasern sendet als umgekehrt. Der Embryo der

Rekonstruktion von His ist älter als das von mir untersuchte und dem Schema zu Grunde gelegte Stadium. Deshalb ist auch die Verbindungswurzel von C_8 und D_1 weit stärker als der entsprechend dünne Strang meines Untersuchungsobjektes. Mit der Volumenszunahme der Nervenverbindung zwischen C_8 und D_1 geht Hand in Hand eine Verkürzung und Richtungswechsel, so dass etwa am Anfang der 6. Woche der grösste Teil von D_1 im kranialwärts gerichteten Zuge in den Stamm von C_8 einstrahlt. Dieser Prozess hat auch an dem nächstälteren Modell von His die Umwandlung des Plexus brachialis verursacht.

Die beiden Modelle der Plexusentwicklung von His sind noch in einem anderen Sinne interessant, weil sie in induktiver Form die Beteiligung von C_4 an der Zusammensetzung des embryonalen Plexus brachialis zur Anschauung bringen. Es ist gerade das Stadium angetroffen, wo der ventrale Teil von C_4 eben seine Verbindung mit dem ventralen Hauptstrang gelöst hat und nur noch dicht neben dem ventralen Stamm von C_5, aber von ihm getrennt, kaudalwärts zieht. Die dorsale Hälfte ist dagegen innig mit dem Plexus verschmolzen, ohne dass natürlich das Modell Aufschluss über die Verbindung mit dem dorsalen Plexusstrang geben kann. Um diese Anastomose festzustellen, bedarf es der Untersuchung der einzelnen Schnitte. Die Verbindung von C_4 mit dem Plexus vermissen wir an dem zweiten Stadium der Hisschen Untersuchungsreihe, da an dem Modell nunmehr C_5 die erste Wurzel für den Plexus abgibt. Entsprechend dem Ausfall von C_4 ist jetzt D_1 in den Plexus brachialis einbezogen.

Mit der Weiterausbildung des embryonalen Plexus geht Hand in Hand eine Annäherung der einzelnen Nervenwurzeln, so dass diese nach ihrem Austritt aus den Zwischenwirbellöchern schnell konvergierend zusammenfliessen. Die Konzentration der Nervenwurzel erfolgt in solch kurzem Abstand vom

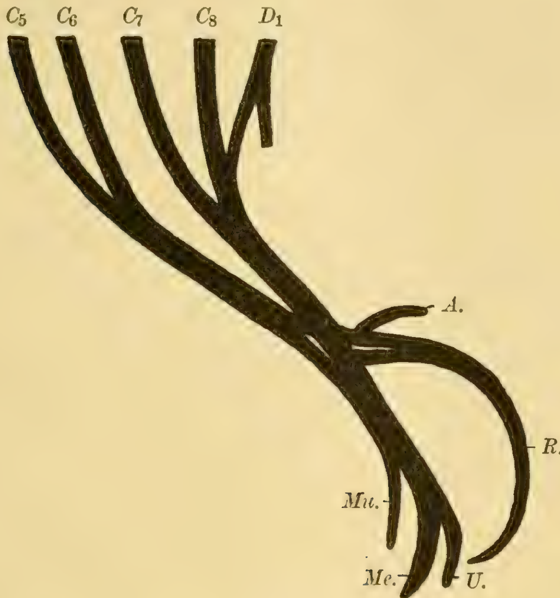
Wirbelkanal, dass die einzelnen Nerven keine Zeit mehr finden, sich in eine dorsale und ventrale Hälfte zu spalten, sondern als ein ungeteilter Stamm in den Plexus einstrahlen. Im Plexus erst geht die Aufteilung in ventrale und dorsale Derivate vor sich.

Der Grundbau des Plexus brachialis hat sich durch diese Entwicklungsvorgänge gewissermassen vereinfacht. Es strahlen nicht mehr ventrale und dorsale Nervenabschnitte in den Plexus ein, sondern die Nervenwurzel als ungeteiltes Ganzes verschmilzt mit der ganzen folgenden Spinalwurzel und teilt sich erst im Plexus selbst in ihre dorsalen und ventralen Abschnitte. Die Vereinfachung des Plexusbau wird weiterhin gefördert durch die Bildung von primären Strängen, zu denen mehrere Nervenwurzeln zusammentreten. Die primären Stränge teilen sich in dorsale und ventrale Abschnitte und lassen durch wechselseitige Verbindungen die grossen Armnerven entstehen.

Solcher primären Stränge besitzt der Plexus brachialis eines menschlichen Embryos aus der 6. Woche (Fig. 19) zwei. Aus dem fünften und sechsten Cervicalnerven entspringt der erste primäre Strang, während die beiden letzten Cervical- und der erste Thoracalnerv zu einem zweiten primären Strang zusammentreten. Der zweite Hauptstamm entsteht dadurch, dass D_1 in C_8 einstrahlt und die gemeinsame Wurzel von C_8 und D_1 sich mit C_7 vereinigt. Die beiden Trunci primarii (Schwalbe) zerfallen jeder für sich in einen ventralen und einen dorsalen sekundären Stamm, so dass vier sekundäre Plexusstämme resultieren. Die ventralen Trunci secundarii treten zu einem einzigen ventralen Nervenstamm zusammen, und in analoger Weise wird durch die Vereinigung der beiden dorsalen Sekundärstämme ein einziger dorsaler Nerv gebildet. Der dorsale Nerv zieht als N. radialis zur Peripherie, der ventrale Stamm aber zerfällt sogleich nach seiner Verschmelzung in zwei Endnerven, den Musculocutaneus und einen Nervenstrang, aus dem weiter peripherisch der Medianus und Ulnaris entspringen.

Der ausserordentlich übersichtliche Bau des embryonalen Plexus brachialis entbehrt nicht gewisser Eigentümlichkeiten, die auch das ausgebildete Nervengeflecht auszeichnen. So hat Rauber in seinem Lehrbuch zwei Schemata der häufigsten

Figur 19.



Schema des embryonalen Plexus brachialis. III.

C_5—C_8 Cervicalnerven
D_1 Erster Thoracalnerv
A. N. axillaris
R. N. radialis
Mu. N. musculocutaneus
Me. N. medianus
U. N. ulnaris

Die typische Teilung in einen ventralen und dorsalen Ast geht nicht mehr an jeder Nervenwurzel vor sich, sondern C_5 und C_6 vereinigen sich zu einem ungetrennten Hauptstrang, und ebenso bilden C_7, C_8 und der grössere Teil von D_1 einen zweiten Hauptstrang des Plexus brachialis. Jeder dieser beiden Hauptstränge teilt sich alsdann in einen ventralen und dorsalen Stamm. Erst jetzt vereinigen sich die ventralen Produkte aller Nervenwurzeln zu dem dreigeteilten ventralen Armnerven, während aus der Verschmelzung der dorsalen Nerven aus $C_5 + C_6$ und $C_7 + C_8$ der dorsale Axillaris (A.) und Radialis (R.) entspringen. C_4 ist im Gegensatz zu Fig. 17 und 18 völlig aus dem Bereich der Extremitätenanlage geschwunden.

Zusammensetzung des Plexus brachialis neben einander gestellt. Das eine von ihnen ähnelt mehr dem Plexus brachialis zu Beginn seiner Entstehung, das andere dem der vorgeschrittenen Ontogenese. Dieser Vergleich lässt sich vor allem am N. radialis durchführen.

Rauber nennt mit vollem Recht den Plexus brachialis einen primitiven, dessen sämtliche fünf Wurzeln in einen vorderen und hinteren Ast zerfallen. Alle hintere Wurzeln lassen durch ihre Vereinigung den Radialis entstehen. Der Radialis entspricht dann ganz jenem embryonalen Nerven, der der Fig. 18 zu Grunde liegt.

Dem Radialis der späteren Ontogenese gleicht mehr die zweite schematische Zeichnung Raubers. In diesem Falle teilt sich ein aus mehreren Rückenmarksnerven kombinierter Plexusstamm in einen vorderen und hinteren Ast. Die hinteren Äste verschmelzen zu einem dorsalen Radialis. Eine Vereinigung der ventralen Hälften zu einem ventralen Nerven im Sinne der Ontogenese scheint nach Rauber am Plexus brachialis des erwachsenen Menschen dagegen nicht beobachtet zu sein.

Die Trennung des Plexus der späteren Embryonalentwicklung in einen dorsalen und ventralen Hauptstamm kommt sehr anschaulich an den Rekonstruktionen zum Ausdruck, die E. Müller seiner Arbeit über die Morphologie des Gefässsystems beigegeben hat. Die Modelle lassen höchst instruktiv den Ursprung und das allmähliche Vorwachsen der dorsalen Radialis und Axillaris, sowie der ventralen Musculocutaneus, Medianus und Ulnaris erkennen. Dagegen gestattet die von Müller angewandte Methode nicht, jeden dieser Armnerven bis zu den Plexuswurzeln hinauf zu verfolgen. Eine solche Prüfung bedarf der Untersuchung jedes einzelnen Serienschnittes oder besser der Glasplattenmethode (cf. oben).

Der embryonale Radialis wird im Gegensatz zu den Nerven des fertig entwickelten Plexus nur aus vier Rückenmarks-

nerven zusammengesetzt. Er bezieht seine Nervenfasern aus C_4—C_7 (Fig. 18). Mit der Reduktion des Plexusastes von C_4 erhält der Radialis neue Nervenfasern auf der Bahn von C_8 und D_1 und wird durch diese Umwandlung zu dem dorsalen Nerven des ganzen Plexus brachialis (Fig. 19).

Der Radialis besitzt in seiner Anlage noch nicht seinen gewundenen Verlauf am Oberarm, denn die primitive Haltung der embryonalen Gliedmafsen gestattet ihm in grader Richtung aus dem Plexus brachialis an der parietalen Seite herab zu den Phalangen zu ziehen.

Ein Kollateralast des Radialis ist anfangs der N. axillaris, so dass er gleich diesem seine Fasern aus $C_4 + C_5 + C_6 + C_7$ erhält. Mit dem Radialis büsst auch er die dorsale Wurzel von C_4 ein. In dem zweiten embryonalen Monat ist der Axillaris nicht mehr ein Seitenzweig des N. radialis, sondern er hat sich soweit kranialwärts zurückgezogen, dass er schon, bevor die Verschmelzung der beiden grossen dorsalen Plexusstränge vollzogen ist, aus dem dorsalen Stamm von C_5 und C_6 entspringt (Fig. 19).

Der Axillaris wird nach den übereinstimmenden Angaben sämtlicher Autoren von C_5 und C_6 abgeleitet, nur Gegenbaur lässt ihn noch durch C_7 verstärken. Da Gegenbaur mit seiner Angabe vereinzelt dasteht, so scheint eine Beteiligung von C_7 nur als Varietät gedeutet werden zu müssen, die ihre Erklärung in dem Axillaris der frühen Ontogenese findet. Es ist eben in solchen Fällen die embryonale Beziehung zu den kaudalwärts gelegenen Spinalnerven nicht gelöst worden.

Ein dritter Nerv aus dem dorsalen Plexus-Abschnitt ist nach Eisler der N. suprascapularis, den Henle von C_5 oder C_5 und C_6 ableitet. Der Nerv ist dagegen im embryonalen Plexus deutlich ventralen Ursprungs. Seine Fasern stehen je nach dem Stadium der Ontogenese mit verschiedenen Cervicalnerven in Beziehung. Am Ende des ersten Monats liefert nur

der vierte Cervicalnerv seine nervösen Elemente, während etwa drei Wochen darauf allein C_5 den Nerven entstehen lässt. Später verlässt er den Plexus, kurz bevor die primären Stämme von C_5 und C_6 miteinander verschmolzen sind. Der schmale Zellstreifen zwischen beiden Nervenwurzeln schwindet, sobald der Suprascapularis den Stamm von C_5 an der ventralen Seite verlassen hat. Der N. suprascapularis liegt geradezu in der direkten Fortsetzung des fünften Cervicalnerven. Ich beobachtete an etwas älteren Embryonen, dass diese deutliche Trennung gegen C_6, die sich auch in der Faserrichtung des sechsten Cervicalnerven bemerkbar macht, in den meisten Fällen nicht mehr gezogen werden kann. Man findet jetzt auch C_6 neben C_5 an der Bildung des N. suprascapularis beteiligt.

Der N. dorsalis scapulae ist auch in der Ontogenese ein dorsaler Nerv. Er wird aus Fasern von C_5 gebildet, die durch feine Nervenzüge aus der Bahn von C_4 unterstützt werden. Der dünne Nerv von C_4 wird schon früh reduziert.

Ebenso sind die Nn. subscapulares dorsale Nerven, die als vier oder fünf zarte und kurze Stämmchen von den verschiedensten Teilen des Plexus abgehen. Der erste entspringt allein von der dorsalen Seite von C_5, während alle anderen aus dem vereinigten dorsalen Stamme von C_5 und C_6 gebildet werden. An einem ganz jungen Untersuchungsobjekt, das nur drei Nn. subscapulares besass, verliess der unterste den siebenten Cervicalnerven. Vielleicht findet man an jungen Embryonen häufig Fasern von C_7, so dass hierdurch die Angabe Herringhams, dass zuweilen auch C_7 zum Subscapularis beisteuert, ihr embryonales Analogon findet.

Der ventrale Hauptstrang des Plexus brachialis dient dem N. suprascapularis und den Nn. musculocutaneus, medianus und ulnaris als Ursprung. Die drei grossen Armnerven sind die Endäste des ungeteilten grossen ventralen Nerven. Ihre Entstehung aus einer gemeinsamen Quelle bedingt einen Faser-

austausch der drei Beugenerven, wie er nicht nur im embryonalen Plexus, sondern noch im peripherischen Nervensystem des Erwachsenen die Regel ist. Die Anastomose, welche zuweilen am Unterarm als dünner Nerv zwischen Medianus und Ulnaris besteht, ist in der Ontogenese beständig als ein starker Nervenast vorhanden. Sämtliche drei ventralen Armnerven beziehen ihre Ursprungsfasern aus allen ventralen Wurzeln des embryonalen Plexus.

Das Wurzelgebiet des N. ulnaris beschränkt sich beim Embryo nicht allein auf die Fasern von C_7 und C_8 und D_1 (Herringham), ebenso wie auch der N. musculocutaneus mehr Wurzeln als $C_6 + C_7 + C_8$ erhält (Herringham). Allerdings soll C_5 zuweilen an seiner Bildung beteiligt sein.

Die Dreiteilung des ursprünglich einheitlichen ventralen Nerven für die obere Extremität tritt nach Eisler erst bei den Säugetieren in die Erscheinung. Niedere Vertebraten besitzen nur einen einzigen ventralen Muskelnerven. Mac Murrich hat den Plexus brachialis der Amphibien genauer untersucht und in dem N. brachialis longus inf. den ventralen Nerven der vorderen Gliedmafsen gesehen. Fürbringer beschreibt auch im Plexus brachialis der Vögel einen einheitlichen N. brachialis longus inf., der die drei ventralen Beugenerven der oberen Extremität des Menschen in sich birgt.

Ebenso wie der N. musculocutaneus in der Ontogenese als ein collateraler Ast des ventralen Extremitätennerven hervorwächst (Müller), entsteht er auch in der phylogenetischen Entwicklungsreihe aus dem anfangs einheitlichen ventralen Nervenstamm. Ich glaube nicht, dass der Musculocutaneus als ein Abkömmling des N. medianus anzusehen ist (Kohlbrügge), sondern schliesse mich der Ansicht Eislers an, der den Musculocutaneus mit Medianus und Ulnaris für »gleichwertige Äste eines ventralen Armnerven« hält. Gegen die Hypothese Kohlbrügges, dass der Medianus der Hauptnerv des ventralen

Stranges sei, spricht meines Erachtens auch die Beobachtung, dass der embryonale Musculocutaneus den ventralen Nervenstamm schon verlässt, ehe dieser in seine beiden Endäste, den Medianus und Ulnaris, zerfallen ist. —

Es hat bislang immer grosse Schwierigkeiten gemacht, die Nerven der oberen und unteren Extremität mit einander zu homologisieren, weil ihre Zahl und Ausbildung zu grosse Verschiedenheiten birgt. Diese Schwierigkeiten fallen, sobald wir bei den Homologisierungsversuchen von den embryonalen Verhältnissen ausgehen. Man ist überrascht über die Ähnlichkeit, welche die Rekonstruktionen des Plexus brachialis Müllers mit den Modellen des Plexus lumbosacralis aufweisen. (Gräfenberg 1904.)

Der Radialis als dorsaler Nerv muss mit dem dorsalen Nervenstamm der unteren Gliedmafsen, dem N. peronaeus, verglichen werden. Von dem Peronaeus ist bekannt, dass sein Ursprungsgebiet mindestens um einen Spinalnerven weiter kranialwärts gelegen ist, als der ventrale Tibialis (Eisler, Gräfenberg). Die Ursprungsbeziehungen des primitiven Radialis reichen ebenfalls weniger weit kaudalwärts als die Wurzeln des ventralen Armnervenstammes. In der schematischen Textfigur 18 beträgt die Differenz zwischen dorsalem und ventralem Armnerven eine Spinalwurzel. Im Gegensatz zu dem dorsalen Nerven der distalen Extremität wird im Wurzelgebiet des Radialis noch während der Ontogenese dieser Unterschied verwischt, da schon an einem etwas älteren Embryo (Fig. 19) nichts mehr von jener Eigentümlichkeit vorhanden ist. Bereits in der 6. embryonalen Woche bezieht der Radialis seine Fasern aus den Nervenwurzeln $C_5 — D_1$.

Der dorsale Nerv der unteren Extremität scheint gegenüber dem Radialis auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe Halt gemacht zu haben, denn er entspringt noch im postembryonalen Leben stets um eine Spinalwurzel weniger weit kaudalwärts als der ventrale Tibialis.

Es ist weiterhin bemerkenswert, dass der dorsale Peronaeus ebenso wie der primitive Radialis seine Fasern von vier Spinalwurzeln erhält. Es ist mir nicht bekannt, dass der Peronaeus später zu den kaudalen Nervenwurzeln in Beziehung tritt und jetzt gleich dem Radialis der vorgeschrittenen Ontogenese von allen Plexuswurzeln Nervenfasern bezieht.

Der ventrale N. tibialis ist dem in der Ontogenese einheitlichen ventralen Armnerven homolog, der späterhin in die drei Nn. musculocutaneus, medianus und ulnaris zerfällt.

Die kaudale Extremitätenwanderung übt einen wichtigen Einfluss auf die Auswahl der für den Plexus verwandten Rückenmarkswurzeln aus. Die obere Extremität wächst nach den Untersuchungen von Rosenberg u. a. aus ihrer ontogenetisch mehr kranialen Stellung kaudalwärts. Mit der Extremität wandern naturgemäfs auch ihre Nerven, sie dringen nicht mehr in geradem Zuge in die Extremität hinauf, sondern ziehen in schräger Richtung kaudalwärts.

Jedoch nicht alle Nervenwurzeln folgen diesem kaudalwärts gerichteten Wanderungsprozess. Es müssen unbedingt allmählich die kranialen Rückenmarkswurzeln ihren Zusammenhang mit der Extremität aufgeben, sobald diese zu weit distalwärts gewandert ist. Anderseits wird durch die Wanderung nach unten die Extremität mit kaudalen Nervenstämmen in Verbindung treten, die anfangs ohne jede Beziehung zur Extremität gewesen sind.

Der Plexus brachialis des menschlichen Embryo wird aus fünf Rückenmarkswurzeln zusammengesetzt, indem in das Armnervengeflecht die Fasern der fünf letzten Cervicalnerven einstrahlen. Die Verbindung mit dem vierten Cervicalnerven, der anfangs die vorderste Wurzel des Plexus bildet, wird gelöst, sobald die Extremität weiter abwärts wandert. Den Ausfall an Nervenmaterial, der durch den Schwund von C_4 gesetzt wird, kompensiert der erste Thoracalnerv, indem er auf der Bahn des letzten Cervicalis in dem Armplexus aufgeht. Die Überleitung des ersten Dorsalnerven in den Plexus brachialis bildet

sich im Anfang des zweiten embryonalen Monates aus, indem ein dünner feiner Verbindungszweig allmählich zu einem Nervenstrang anschwillt, der weit über die Hälfte des ganzen Thoracalnerven C_8 entgegenführt.

Mit dem Wechsel der Zusammensetzung des embryonalen Plexus brachialis variiert der Ursprung der Extremitätennerven. So lange der vierte Cervicalnerv noch den Plexus brachialis zusammensetzen hilft, entspringt der N. suprascapularis allein von dem ventralen Abschnitt von C_4. Ist jedoch später der fünfte Cervicalis die erste Plexuswurzel, so geht der Suprascapularis von der ventralen Seite des ungeteilten Plexusstranges ab. Der Nerv ist unverändert geblieben, nur sein proximaler Abschnitt ist vom vierten Cervicalnerven in den folgenden übergeleitet worden und benutzt die Bahn des primären Suprascapularis.

Einer analogen Umbildung verfallen auch die langen Nerven für die obere Extremität, denn auch sie entspringen anfangs Wurzelgebieten, die weiter kranialwärts liegen. Dem Radialis fehlen demgemäfs zuerst die Nerven von C_8 und D_1, während dem ventralen Hauptstamm D_1 keine Fasern zuschickt.

Alle diese Vorgänge in der Genese der Plexus brachialis lassen sich nur erklären, wenn wir sie in Parallele setzen mit der Veränderung, denen der Ursprung der Extremitäten unterzogen ist. Mit der ontogenetischen Wanderung der Gliedmafsen erfährt auch die Zusammensetzung des Plexus brachialis eine durchgreifende Umwälzung. Er verliert kraniale Wurzeln und tauscht dafür kaudale neue Nerven ein.

Der Plexus brachialis besitzt ebenso gut eine ontogenetische Entwicklungsgeschichte wie alle anderen Teile der embryonalen Extremität; er entwickelt sich aus den primitivsten Anfängen zu einem komplizierten Geflecht, dessen Grundtypus nur durch das Studium der Ontogenese erkannt werden kann.

Es ist mir eine angenehme Verpflichtung, meinen hochverehrten Lehrern, Herren Proff. Merkel und Kallius, für die freundliche Überlassung von Material und ihre Unterstützung bei meinen Untersuchungen auch an dieser Stelle meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

1. Aeby, Muskeln d. Vorderarms und der Hand bei Säugetieren und beim Menschen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. X, 1860.
2. Anderson, R. J., Division of scaphoid bone of the carpus. Journ. of Anat. u. Phys., Bd. 17, 1883.
3. Bardeen u. Lewis, Development of limbs etc. American Journal of Anatomy, Vol. I., 1901.
4. Bardeleben, Zur Morphologie d. Hand- u. Fussskeletts. Jenaische Zeitschr., Bd. 19, Suppl. 1886.
5. —, Über neue Bestandteile der Hand- u. Fusswurzel der Säugetiere. Ibidem.
6. —, Über Hand- u. Fussmuskeln d. Säugetiere. Anat. Anz., Bd. V, 1890.
7. —, Innervierung, Entstehung und Homologie d. distalen Gliedmaſsenmuskulatur bei d. Säugetieren. Verhandl. d. anat. Gesellsch. auf V. Versammlung i. München 1891.
8. Born, Zum Carpus u. Tarsus der Saurier. Morphol. Jahrb., Bd. II, 1876.
9. Braus, Die Entwicklung d. Form der Extremitäten etc. Handb. d. vgl. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, Lief. 19, Jena 1904.
10. Brooks, Variations in the nerve supply of the flexor brevis muscle. Journ. of Anat. u. Phys., Bd. XX, 1886.
11. —, On the morphology of the intrinsic muscles of the little finger etc. Ibidem.
12. —, The brachial plexus of the Macaque Monkey and its analogy with that of the man., Ibidem Bd. 17, 1883.
13. Cunningham, The flexor brevis pollicis and the flexor brevis hallucis in man. Anat. Anz., Bd. II, 1887.
14. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. Paris 1835.
15. Dixey u. Schäfer, On the ossification of the terminal phalanges of the digits. Roy. soc. of London, Proceedings Vol. 31, 1881.
16. Eisler, Der Plexus lumbo-sacralis des Menschen. Abhandl. d. naturf. Gesellsch. zu Halle. Bd. 17, 1892.

17. Eisler, Homologie d. Extremitäten. Ibidem, Bd. 19, 1895.
18. Emery, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte u. Morphologie d. Hand- u. Fussskeletts d. Marsupalier. Jenaisch. Denkschr., Bd. V, 1894/97.
19. —, Zur Morphologie d. Hand- u. Fussskeletts. Anat. Anz., Bd. V, 1890.
20. Flemming, Über den Flexor pollicis u. hallucis d. Menschen. Anat. Anz., Bd. II, 1887.
21. Fürbringer, Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. Morph. Jahrb., Bd. V, 1879.
22. Gantzer, Musc. Varietat. Dissert. Berol. 1813.
23. Gegenbaur, Untersuchungen zur vgl. Anatomie d. Wirbeltiere, I. Carpus u. Tarsus. Leipzig 1864.
24. —, Über das Gliedmafsenskelett der Enaliosaurier. Jenaische Zeitschr., Bd. V, 1869/70.
25. —, Über das Skelett der Gliedmafsen der Wirbeltiere etc. Ibidem.
26. —, Über das Archipterygium. Ibidem, Bd. VII, 1871/73.
27. —, Zur Morphologie der Gliedmafsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.
28. —, Lehrb. d. vgl. Anatomie d. Wirbeltiere. 1898.
29. —, Lehrb. d. Anatomie d. Menschen. 1899.
30. Göppert, Zur Phylogenese d. Wirbeltierkralle. Morph. Jahrb., Bd. 25, 1896.
31. Götte, Entwicklung u. Regeneration d. Gliedmafsenskeletts der Molche Leipzig 1879.
32. Gräfenberg, Die Entwicklung d. menschl. Beckenmuskulatur. Anat. Hefte, Bd. 23, H. 72, 1904.
33. Hagen, Die Bildung d. Knorpelskeletts beim menschl. Embryo. Archiv f. Anat. u. Phys. 1900.
34. Hasse, Die fossilen Wirbel. Morphol. Jahrb., Bd. IV, 1878.
35. Henke u. Reyher, Studien über die Entwicklung d. Extremitäten d. Menschen. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien. Math. naturw. Klasse, 1874, Bd. 70, Abt. III.
36. Herringham, The minute anatomy of the brachial plexus. Roy. Soc. of London. Proceedings Vol. 41, 1887.
37. Hertwig, O., Lehrb. d. Entwicklungsgeschichte d. Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1898.
38. His, Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880—85.
39. —, Zur Geschichte d. Gehirns etc. Abhandl. d. math. phys. Klasse d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., Bd. XIV, 1888.
40. Jhering, Das peripherische Nervensystem d. Wirbeltiere. Leipzig 1878

41. Kohlbrügge, Genus Hylobates. In Webers zool. Ergebn. einer Reise nach Niederl. Ostindien, Bd. 1, Leiden 1890/91.

42. —, Muskeln und periphere Nerven der Primaten. Verhandl. der Akad van Wetenschappen, Amsterdam 1897.

43. Kölliker, Lehrb. d. Entwicklungsgeschichte. 1879.

44. Kolster, Vgl. anatom. Studien über den M. pronator teres d. Säugetiere. Anat. Hefte, Bd. 17, 1901.

45. Kükenthal, Zur Entwicklung d. Handskeletts d. Krokodils. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880.

46. —, Über die Hand der Cetaceen. Anat. Anz., Bd. III, 1888.

47. —, Die Hand d. Cetaceen. Denkschr. d. med. naturw. Gesellschaft Jena, Bd. III, 1889.

48. Leboucq, Recherches sur la morphologie du carpe chez les mammifères. Arch. de Biologie, Tome V, Fasc. I, 1884.

49. —, Über das Fingerskelett der Pinnipedier und Cetaceen. Anat. Anz., Bd. III, 1888.

50. —, Über die Entwicklung der Fingerphalangen. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. auf 13. Versamml. Tübingen 1899.

51. —, Recherches sur la morphologie de l'aile du murin. Livre jubilaire ded. à van Bambecke, 1899.

52. —, Über die Endlappen der Pinnipedierfinger. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. auf 18. Versamml. Jena 1904.

53. —, Recherches sur le développement des phalanges terminales des doigts chez l'homme et les mammifères. Gand 1904.

54. —, Organgenie des pinnipèdes. I. Les extrémités. Resultats du voyage du S. G. Belgica. Zoologie. Anvers 1904.

55. Leche, Mammalia. In Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreiches, Bd. VI, Abt. 5.

56. Lundvall, Färbung des Knorpels. Anatom. Anz., Bd. 25, Nr. 7/8, Juli 1904.

57. Meckel, Handbuch der vgl. Anatomie. 1816.

58. Merkel-Henle, Grundriss d. Anatomie d. Menschen, 4. Aufl., 1901.

59. Müller, E., Beiträge zur Morphologie des Gefässsystems. I. Armarterien d. Menschen. Anat. Hefte, Bd. 22, Heft 70.

60. Murrich, The phylogeny of long flexor muscles. Americ. Journ. Anat. Vol. V.

61. Pfitzner, Beiträge zur Kenntnis d. menschl. Extremitätenskeletts. Abt. III. Varietäten. Morphol. Arbeiten, Bd. IV.

62. Poirier, Anatomie humaine. 1900.
63. Rabl, Gedanken u. Studien über den Ursprung d. Extremitäten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. LXX.
64. Rambaud et Renault, Origine et développement des os. Paris 1864.
65. Rosenberg, Über die Entwicklung d. Wirbelsäule und das os centrale d. Menschen. Morph. Jahrb., Bd. I. 1876.
66. —, Über einige Entwicklungsstadien d. Handskeletts der Emys lutaria Marsili. Ibidem, Bd. 18, 1892.
67. Ruge, Zur vgl. Anatomie d. tiefen Muskeln in d. Fusssohle. Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.
68. —, Entwicklungsvorgänge an der Muskulatur d. menschl. Fusses. Ibidem.
69. Schmid-Monnard, Histogenese d. Knochens d. Teleostier. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog., Bd 39, 1883.
70. Schomburg, Entw. d. Muskeln u. Knochen d. menschl. Fusses. Preisschrift Göttingen. 1900.
71. Testut, Les anomalies musculaires chez l'homme. Paris 1884.
72. Thilenius, Das os intermedium antebrachii d. Menschen. Morph. Arbeiten, Bd. V, 1896.
73. —, Untersuchungen über die morphol. Bedeutung accessorischer Elemente am menschl. Carpus. Ibidem.
74. Wiedersheim, Die ältesten Formen d. Carpus u. Tarsus d. heutigen Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. II, 1876.
75. —, Das Gliedmafsenskelett d. Wirbeltiere. 1892.
76. Wijhe, van, A new method for demonstrating cartilaginous mikroskeletons. Koninglijke Akad. van Wetenschappen, Amsterdam 1902.
77. Windle, The flexores of the digits of the hand. Journ. of Anat u. Physiol., Bd. 24, 1890.
78. —, The occurrence of an additional phalanx in the human pollex. Ibid., Bd. 26, 1892.
79. Zwick, Entwicklung d. Amphibiengliedmafsen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 63, 1897.

Aus dem I. anatomischen Institut in Wien.

ZUR KENNTNIS DER ETRUSKISCHEN WEIHGESCHENKE

NEBST

BEMERKUNGEN ÜBER ANATOMISCHE ABBILDUNGEN IM ALTERTUM.

VON

GUSTAV ALEXANDER
IN WIEN.

Mit 29 Figuren auf den lithographierten Tafeln 1/2, 3/4.

Auf der 71. Naturforscherversammlung in München hat Stieda über altitalische Weihgeschenke vom anatomischen Standpunkt berichtet. Diesen Mitteilungen folgten die anatomisch-archäologischen Studien desselben Autors (39) über die ältesten bildlichen Darstellungen der Leber und altitalische Weihgeschenke. Die folgende Arbeit bildet in gewissem Sinne eine Ergänzung der Stiedaschen Abhandlung. Nachdem ich mich schon vorher mit der Frage antiker, anatomischer Abbildungen beschäftigt hatte[1]), erhielt ich im Frühjahr 1903 Gelegenheit, eine bis dahin wissenschaftlich nicht durchforschte Sammlung von Weihgeschenken zu untersuchen. Gelegentlich einer Reise nach Italien machte mich Herr Professor Kubitschek auf die reichhaltige Sammlung von Weihgeschenken aus Terracotta im Museo civico von Modena aufmerksam, wofür ich ihm sowie dem Direktor des Museo civico in Modena, Conte Alberto Luigi Candini, zu grösstem Danke verpflichtet bin. Graf Candini gestattete mir die einzelnen Stücke im Museum selbst zu photographieren und stellte mir zur genauen Untersuchung, Messung und Beschreibung alle Hilfsmittel des Museums in überaus freundlicher Weise zur Verfügung. Ich erhielt auch von ihm die Erlaubnis, meine Befunde zu veröffentlichen.

Mannigfache Anregung und wertvolle Litteraturnachweise verdanke ich Herrn Professor Reisch.

[1]) „Über Abbildungen anatomischen Charakters bei den Griechen und Römern des Altertums.“ Vortrag im Studentinnenverein der k. k. Universität in Wien am 9. Februar. 1900.

Wie die weitaus grösste Zahl der in Italien gefundenen altrömischen Weihgeschenke stammt der Fund des Museo civico in Modena aus dem Gebiete des alten Veji. Stieda erwähnt bereits in seiner Publikation mit Bedauern, dass das reiche Fundmaterial von Veji fast nirgends in natürlichem Zusammenhang geblieben ist, und tatsächlich wurden ja auch noch bis in die jüngste Zeit die Stücke der einzelnen Grabungen ohne Rücksicht auf ihre Zusammengehörigkeit, die aus dem gemeinsamen Fundort folgte, mehr weniger einzeln verkauft und gelangten so in den Besitz der Museen und Privaten aller Länder. Die in Modena befindlichen Stücke bilden dagegen, was Fundort und Zeit der Auffindung betrifft, ein zusammengehöriges Ganzes. Die Geschichte des Fundes anlangend ist der Sammlung für die Besucher des Museo civico folgende Erklärung beigefügt:

„Vejo fu città potente dell' Etruria, vicinissima a Roma presso al paese dei Falisci ed al Tevere, i Vejenti furono fra i principali nemici di Roma. Roma e Vejo città di ambiziosi ladroni mai poterono vivere in pace. L' assedio di Vejo che doveva por fine alle gare durò dall' anno di Roma 349 al 358 (a. avanti Cristo dal 405 al 396). L' espugnazione di Vejo avvenne sotto la condotta di Marco Furio Camillo dittatore circa 400 anni dopo la fondazione di Roma [1]).

Vejo, detta la città superba, era paragonata ad Atene per l' eleganza del luogo, la incantevole positura, conteneva molte opere d' arte ed edifici ricchissimi addetti alla divozione, alla salute ed ai piaceri dei cittadini.

Distrutta completamente, la sua caduta presagì la futura grandezza di Roma che poi sorse sulla ruina del già potentissimo popolo etrusco.

Nel 1889 il Conte Francesco Vespignani per ordine della ora defunta Imperatrice del Brasile Donna Terese Cristina di

1) Soll richtiger heissen: „circa 350 anni". Anm. d. Autors.

Borbone fece eseguire alcuni scavi a Vejo. Tutto quanto fu trovato fu donato al Ministero della P. Istruzione dai Duchi di Sassonia eredi dell' Imperatore Don Pedro di Alcantara.

Una vena di terrecotte votive scaricate alla rinfusa fu scoperta nella valle del Cremera in fondo al burrone che divide la città dall' acropoli, dove rimangono le vestigia di antichi edifizi supposti avanzi di tempio. I tipi di detti oggetti sono 53 e rifigurano statue, mezze statue, teste e mezze teste, gambe, piedi, mani, torsi con squarci pei quali si vedono gli intestini, orecchi, seni, dischi ovoidali con frammenti anatomo-patologici, le varie parti del corpo maschile e muliebre, animali, ed altro. Mutano tempi e modi, non mutano le idee mitiche e religiose degli uomini."

Aus der Beschreibung geht hervor, dass wie die übrigen Weihgeschenke auch diese, bezüglich der Zeit ihrer Entstehung, nur ungefähr bestimmt werden können. Auch rücksichtlich des Fundortes in einem Tempelgebiet stimmen die aufgefundenen Stücke mit den schon bekannten überein. Die Stücke bestehen sämtlich aus gebranntem Thon (Terracotta) und zeigen hellgelbe, rote oder rotbraune Farbe. Einzelne Stücke sind rot bemalt.

Die Sammlung entspricht dem grösseren Teil der Donarienfunde, die aus Grabungen im Gebiet des alten Veji von 1889 resultierten. Das gesamte Material ist in einer Mitteilung von Lanciani (Not. d. scavi, 1889) angeführt. Ist die in Modena befindliche Kollektion schon durch die Zusammengehörigkeit der Stücke (was Fundort und Zeit der Auffindung anlangt) ausgezeichnet, so wird ihr Wert für eine eingehende Untersuchung noch dadurch erhöht, dass sie eine Anzahl bisher nicht bekannter Weihgeschenktypen und zwar zum Teil in sehr schöner Ausführung und gutem Erhaltungszustand enthält.

Stieda hat in seiner Arbeit ausführlich über die einschlägige Litteratur berichtet. Ich bringe daher im folgenden

Angaben aus der Litteratur nur soweit bei, als sie im Rahmen des von mir untersuchten Materials in Betracht kommen und es sich um Arbeiten handelt, die bei Stieda nicht angeführt werden oder seit der Stiedaschen Arbeit erschienen sind.

Von älteren Arbeiten ist die Abhandlung von Charcot und Dechambre (11) nachzutragen. Die beiden Autoren beschreiben drei antike Bildwerke anatomisch-pathologischen Charakters. Das erste Objekt ist eine in der Villa Albani befindliche Marmorbüste eines Buckligen, bekannt unter dem Namen der Büste des Äsop. Als zweites und drittes Objekt wird der Marmorthorax mit der Darstellung des Brustkorbes und der Marmortorso mit der Darstellung der Brust- und Baucheingeweide, angeblich im Hause des Arztes Antonius Musa gefunden, angeführt. Beide Objekte gehören der Skulpturensammlung des Vatikan in Rom an und sind seither und auch vor Charcot und Dechambre wiederholt eingehend beschrieben. Auch in Stiedas Abhandlung sind die beiden Stücke berücksichtigt und photographisch wiedergegeben.

Eine grössere Anzahl von Weihgeschenken aus Terrcaotta, besonders Köpfe, sind bei den Grabungen im Gebiet des sogen. Tempels der Minerva medica in Rom gefunden und beschrieben worden. Borsari (7) berichtet, dass bei Cerveteri, im Areal des alten Caere, neben anderen Objekten eine Menge von Weihgeschenken aus Terracotta, Darstellungen der verschiedenen Teile des Menschenkörpers aufgedeckt worden sind.

Sambon (36) beschreibt die von ihm selbst angelegte Sammlung antiker Anatheme: zumeist Eingeweidestücke (Herz, Niere, Larynx, Trachea, Uteri, ein Uterus post partum, Uterus saeptus, endlich die angebliche Darstellung einer Ovario-salpingitis mit Adhäsionen). Neuerlich sind die Stücke der Sambonschen Kollektion von Aschoff (2) behandelt worden.

In Civita Castellana (im alten Falerii) ergab sich eine Anzahl von Weihgeschenken aus Terracotta. Wo sich die Kollek-

tion derzeit befindet, ob die Stücke überhaupt beisammen geblieben sind, wird von Kieseritzky (18), der den Fund mitteilt, nicht angegeben.

Bazzichelli (3) beschreibt den Weihgeschenkbefund der Grabungen im Territorium von Bomarzo. Der Fund, der durch eine Schenkung dem Museo civico von Viterbo einverleibt worden ist, umfasst eine grosse Anzahl Terrakotten mit Darstellungen des Menschenkörpers und seiner Teile (darunter zwei Tavolette ovoidi) neben Tierfiguren, Näpfchen und kleinen Schüsseln. Ausserdem wurden einige Gegenstände aus Bronze gefunden und zwar ausser einigen Statuen, Fibeln etc. auch zwei chirurgische Instrumente. In den letzteren handelt es sich vielleicht um Weihgaben von Ärzten.

Mengarelli (22) beschreibt eine Reihe von Weihgeschenken mit anatomischer Darstellung aus dem Gebiet des alten Satricum.

Dort fand sich u. a. in einem weiblichen Grab ein ganz nach dem Typus der „Brücken" und „Kappen" der modernen Zahnheilkunde geformtes Gebissstück aus Gold.

In seiner grundlegenden Arbeit über die griechischen Weihgeschenke berichtet Reisch (32) eingehend über die Sitte, Weihgeschenke darzubringen: „Die Sitte, Weihgeschenke darzubringen, beruht zunächst auf den anthropomorphen Vorstellungen, die man von der Gottheit hat, auf der Vorstellung, dass die Gottheit in Gesinnung und Bedürfnis den Menschen ähnelt, wie diese sich durch Rücksicht auf eigenen Genuss und Vorteil in ihrer Handlungsweise bestimmen lassen. Während im regelmässigen Gange des Alltagslebens das Opfer genügt, um das gute Verhältnis zwischen dem göttlichen Schutzherrn und seinem Schützling aufrecht zu erhalten, fühlt der Mensch dort, wo er ein ausserordentliches Einwirken der über ihm stehenden Mächte herbeiwünscht oder in einem Geschehnis zu erkennen glaubt, sich auch zu einer ausserordentlichen Gabe ebenso verpflichtet, wie bei den Mächten dieser Erde, wenn er sie gewinnen oder belohnen will. Furcht, Hoffnung, Dank, Bitte, Ehrung und

Frömmigkeit sollen durch die Anatheme der Gottheit gegenüber ausgedrückt werden. Natürlicherweise spielt hierbei nach der Ansicht des Spenders auch der Wert des Weihgeschenkes eine bedeutende Rolle.“

Ausführlich berichtet Rouse (35) über die Sitte der Griechen, bei Krankheiten ein Modell des erkrankten Körperteiles dem Heilgott zu opfern. Es zeigt sich, dass die griechische Sitte, was Auswahl und Ausführung der Objekte anbelangt, mit dem altitalischen Brauch übereinstimmt. Doch finden sich bei den Griechen neben wohlfeilen Objekten auch marmorne, goldene und silberne Anatheme. Rouse rekurriert ausführlich auf die älteren Mitteilungen von Pezold (31) und Frey (13) und teilt auch Einiges über die der griechischen ganz ähnliche indische Sitte der Darbringung von Weihgeschenken mit. Auf Seite 221 und 222 der Abhandlung von Rouse sind zwei antike Abbildungen, an welchen u. a. Weihgeschenke anatomischen Charakters dargestellt sind, reproduziert. Das erste Bild, der *Ἐφημερίς Ἀρχαιολογική* (Athen, 1890, Taf. 7) entnommen, stellt die Scene der Darbringung eines Speiseopfers dar. An der Wand des supponierten Tempels oder Gemaches hängen zwei Weihgeschenke, darstellend eine Hand und eine untere Extremität. Die zweite Abbildung betrifft den von Körte beschriebenen Unterschenkel mit der Darstellung einer varikösen Vene, welches Objekt auch Stieda (l. c.) erwähnt.

Nicht ohne Bedeutung für das Verständnis der antiken Weihgeschenke ist endlich die Abhandlung von Andree (1), aus der hervorgeht, dass sich der Brauch der Darbringung von Heilungs-Anathemen und der Ideenkreis der Darstellung von den Alten bis auf unsere Tage fast unverändert erhalten hat. Wie im Altertum finden sich nebeneinander gute und schlechte Erzeugnisse; ist für die altgriechischen Weihgaben die Mitwirkung bedeutender Künstler festgestellt (Reisch, l. c.), so berichtet Andree, dass auch Lenbach als junger Maler Weihgeschenke



gemacht hat. Auch die Sitte der Darbringung von Eingeweideabbildungen hat sich erhalten und bei Andree sind eine ganze Menge von in den süddeutschen Wallfahrtskirchen bewahrten „Lungeln" beschrieben.

Wir können das System der antiken Weihgaben unserem Verständnis nicht besser näher bringen, als durch Heranziehung der neuzeitlichen Weihgeschenke und der Schlusssatz der Katalogbeschreibung von Modena „Mutano tempi e modi, non mutano le idee mitiche e religiose degli uomini" besteht voll zu Recht.

Die Weihgeschenksammlung des Museo civico in Modena enthält folgende Stücke:

1. Darstellungen einzelner Körperteile (1—24).

1. (Nr. 32 [1]).) Eine grössere Zahl männlicher oder weiblicher, rechter oder linker Kopfhälften. Zum Aufhängen in Profilansicht bestimmt besitzen diese Objekte an ihrer Flachseite eine Lücke. Darstellung in oder wenig unter natürlicher Grösse (Taf. 1/2, Fig. 1, 2).

2. (Nr. 95). Rechtwinkelig zugeschnittenes Stück eines Gesichtes, umfassend beide Augen und Nase in natürlicher Grösse. Teil einer Maske (Taf. 1/2, Fig. 4).

3. (Nr. 103). Gesichtsmaske, weibliche Züge, kein Bart (Fig. 1/2, Taf. 3).

4. (Nr. 90). Ohrmuschel der rechten Seite, übernatürliche Grösse, 10 cm grösste Länge, 5,5 cm grösste Breite. Der äussere Gehörgang durch eine Grube angedeutet, stark nach aufwärts verschoben, die übrigen anatomischen Verhältnisse richtig dargestellt (Taf. 1/2, Fig. 6).

5. (Nr. 89.) Ein synotisches Ohrpaar, jeder Teil 3 cm breit, 4,5 cm lang, Helix, Anthelix und Tragus gut dargestellt,

[1]) Die eingeklammerte Nummer entspricht der Katalognummer des Stückes im Museo civico.

Cymba durch eine flache Grube repräsentiert, beide Muscheln durch eine 2,5 cm lange, flache Brücke miteinander verbunden (Taf. 1/2, Fig. 5).

6. (Nr. 96.) Männliches Glied, natürliche Grösse, mit voneinander gespreizten Hoden, obere Umgebung behaart, Hinterfläche glatt, Glied abstehend.

7. (Nr. 98.) Männliches Glied, natürliche Grösse, Glied der Unterfläche angelegt, beide Testikel scharf umrandet.

8. (Nr. 99.) Männliches Glied, obere Umgebung behaart, schematisch ausgeführt, sonst wie Nr. 96.

9—13. (Nr. 80—84.)

Nr. 80. Runde Scheibe mit kegelförmigem Aufsatz, der durch radiäre Furchen gegliedert ist, Durchmesser 8 cm, dazu 1 cm Rand, Höhe 6 cm (Taf. 1/2, Fig. 9).

Nr. 81 u. 82. Ähnliche Stücke von 7,5 cm bezw. 6,5 cm Durchmesser und 4 cm Höhe (Taf. 1/2, Fig. 7, 8).

Nr. 83. Ovale Unterlage, darauf ein bohnenförmiger Wulst mit auslaufendem Stiel, der etwa bis auf die halbe Längsachse der Bohne vorspringt; das ganze Stück 9,5 cm lang, 5,2 cm breit (Taf. 1/2, Fig. 10).

Nr. 84. Ähnlich dem Stück der Nr. 83, aber grösser und stilisiert, 11 cm lang, 7 cm breit. Der bohnenförmige Wulst wird durch eine Doppelfurche, die schwach links konkav verläuft und im Stiel endet, in einen grösseren rechten und kleineren linken Teil gegliedert; beide Teile sind durch eine zarte Schraffierung der Fläche gekennzeichnet, die Mittellinie wendet sich im Stiel rechts konkav. Das Stielende ist in Stück 83 und 84 mit einer Delle, entsprechend der Darstellung einer Kanalöffnung versehen (Taf. 1/2, Fig. 11).

14. (Nr. 91.) Weibliche Brustdrüse, auf kreisrunder, vorspringender Unterlage, 7,5 cm Durchmesser, 3,5 cm Höhe (Taf. 1/2, Fig. 12).

15. (Nr. 92.) Weibliche Brustdrüse wie Nr. 91, mit wenig vorspringendem Rand (Taf. 1/2, Fig. 13).

16. (Nr. 85.) Unregelmässig ovales, flaches Stück von 19 cm Länge, 13 cm Breite, mit flachem, schmalem Rand und etwa 2 cm dicker Unterlage aus Terracotta. Das Mittelstück ist in ein Konvolut quer verlaufender Wülste gegliedert. Das untere Ende ist gegen den Beschauer umgestülpt dargestellt und trägt eine zentrale flache Mulde. Seitlich ein sackartiger Anhang von 7 cm Länge, der nach oben blind endet (Taf. 1/2, Fig. 14).

17. (Nr. 86.) Stück von 19 cm Länge, ähnlich dem Stück Nr. 85. Die Wülste symmetrisch nach beiden Seiten abdachend, springen stärker vor als im anderen Stück und sind kanneliert. Das untere Ende ist gleichfalls stilisiert, so dass eine nach oben gerichtete Spitze entsteht, die von geschwungenen Linien umgeben ist und die zentrale Öffnung trägt (Taf. 1/2, Fig. 15).

18. (Nr. 88.) Schematische Darstellung einer linken Hand in natürlicher Grösse (Taf. 1/2, Fig. 17), Daumen gestreckt, die übrigen Finger aneinander geschlossen, fast rechtwinkelig abgebogen, in der Palma ein Körper von 8,5 cm Durchmesser, der in der Mitte eine nabelartige Vertiefung trägt (Brot, Kuchen). Proximales Ende stielartig verschmälert. Das Ganze ist vielleicht die einsteckbare Hand einer Gewandfigur (S. Nr. 31 und 34, S. 169 und 171).

19. (Nr. 72.) Rechter Fuss auf 1 cm dicker Unterlage. Nat. Gr.

20. (Nr. 31.) Einzelne Füsse und Fusspaare von natürlicher Grösse. Mit oder ohne Unterlage bezw. Beschuhung dargestellt. Bei vorhandener Sohlenunterlage sind die Schuhriemen in braunroter Farbe gezeichnet. Bei den einzelnen Füssen sind beide Körperseiten ungefähr in der gleichen Zahl vertreten. Fast alle Objekte sind hohl gegossen und enden im unteren Teil des Unterschenkels flach und glatt oder mit einer Bruchfläche.

21—24. (Nr. 69—73.) Untere und obere Extremitäten und zwar Fuss mit Unterschenkel, Knie und unterem Oberschenkel-

ende oder Hände mit Vorder- und Oberarm. Die obere Extremität ist im Ellenbogengelenk rechtwinkelig abgebogen, die Streckseite des Oberarmes ist flach und dient als Bodenfläche. In der natürlichen Position des Stückes sind der Vorderarm und die gestreckte Hand vertikal nach aufwärts gerichtet.

2. Eingeweide-Tafeln.

25. (Nr. 87.) Ovale, sehr schön erhaltene, hellrot gefärbte Tafel von 24 cm grösster Länge, 13,5 cm grösster Breite, mit nach oben auslaufendem Stiel (Taf. 1/2, Fig. 18). Ein schmaler, erhabener Rand umgibt den Fond der Tafel, der sich in zwei, fast gleich grosse Abschnitte gliedert. Im oberen Abschnitte finden sich, ausgehend von einem knopfartigen Centrum sechs streifenförmige Wülste, von welchen die drei rechten etwas grösser und breiter sind als die drei linken und der nächst der Mitte gelegene rechte fast vollkommen einem rechtwinkeligen Dreieck entspricht. Die beiden äusseren Wülste zeigen Spindelform, die übrigen noch annähernd Dreieckform. Im unteren Feld findet sich median eine wurstförmige, gekrümmte Leiste, die nach links oben in einen ovalen Höcker ausgeht. Unten ist sie halb gedeckt durch ein mandelförmiges, 2,5 cm langes Mittelstück, das bis an den unteren Rand der Platte reicht und beiderseits von zwei flachen, 1 cm langen Wülsten flankiert ist. In den beiden Seitenteilen finden sich nierenförmige, etwa 4 cm lange Wülste, die ihren Hilus gegeneinander kehren. An diese ist beiderseits je ein $^3/_4$ cm langer, ovaler Wulst angeschlossen, über dem linken nierenförmigen Stück findet sich ein 5 cm langer, spindelförmiger Wulst.

3. Torsi mit Darstellung der Eingeweide.

26. (Nr. 75.) Männlicher Rumpf (Taf. 3/4, Fig. 1, 2), 27 cm hoch, 17 cm breit, hohlgegossen. Mitdargestellt sind das untere Halsende, beide Armstümpfe und das ganze Abdomen bis unter

die Nabelhöhe. An der vorderen Brustwand sind beide Mammillae scharf markiert, sodann findet sich eine median gelegene Delle, entsprechend dem Nabel. Knapp über dieser Delle ein mit der längeren Achse vertikal gestelltes Oval von 10 : 8,5 cm Durchmesser. Das Oval ist von einem Konvolut flacher Wülste bedeckt, von welchen einige beschädigt, zwei vollständig abgebrochen sind. Drei der Wülste gehören dem oberen Teil der Öffnung an, der mittlere, grösste, liegt median, an ihn sind die seitlichen angeschlossen. Der noch frei bleibende, grössere Teil der Öffnung wird in der Mitte zunächst durch einen wurstförmigen Höcker verlegt, der von der Mitte nach links, abwärts und sodann in scharfer Biegung rein nach rechts verläuft und daselbst endet. An ihn schliessen sich in der Reihenfolge von oben nach unten ein rundlicher Höcker von etwa 3 cm Durchmesser und zwei schmale, jedoch die ganze Breite der Öffnung einnehmende Wülste an, die untereinander parallel und rein quer verlaufen. Rechts von dem geknickten Wulst ein Höcker mit fast quadratischer Basis, links ein bohnenförmiger Höcker.

27. (Nr. 77.) Rumpf mit Arm- und Beinstümpfen, weiblich (Taf. 3, Fig. 3). Vagina durch eine vertikale Linie angedeutet, ebenso die beiden Lineae inguinales dargestellt. Am Oberschenkel rechts, vorn eine zackige Bruchlinie, rechte Mamma beschädigt. Rückenteile roh ausgeführt, eingezeichnete Nates. Das ganze Stück ruht auf einer mitgegossenen fast 3 cm dicken und auf 4 cm vorspringenden Basis von Terracotta. Das ganze Stück ist 62 cm hoch und zeigt ungefähr 3/4 der natürlichen Grösse. An der Vorderfläche des Rumpfes findet sich ein mit der längeren Achse vertikal gestelltes, 21 : 9,5 cm messendes Oval, welches mit seinen beiden spitzen Enden einerseits das Sternalende, andererseits den Nabel erreicht. Der Rand des Ovales ist gewulstet, und es soll augenscheinlich eine Öffnung der Leibeshöhle dargestellt sein. An dem Relief selber findet sich eien

Summe von Wülsten, median oben eine bürzelförmige Vorragung, die am besten mit der Gestalt einer Glans penis verglichen werden könnte. An diese schliessen sich, vom Rande beginnend, zwei kurze Wülste. Links oben wird nun etwas mehr als das obere Drittel des Ovales von sechs länglichen Streifen eingenommen. Einer ist median gestellt, zwei sind rechts von demselben, drei links davon gelegen. Im übrig bleibenden Felde finden sich zunächst im Verlaufe der Medianlinie nach abwärts drei Wülste, der obere, grösste hat eine ganz unregelmässige Basis, daran schliesst sich ein etwa 5 cm langer nnd 1 cm breiter, nach links oben konkaver Wulst und endlich ein bis an das untere Ende des Ovales reichender dritter Streifen. Dieser letztere ist beiderseits flankiert von je einem etwa 3 cm langen, mandelförmigen Wulst, von welchen der rechte beschädigt ist. Lateral und rechts oben von diesen beiden Höckern finden sich kleine, bohnenförmige Erhabenheiten von etwa $2^1/_2$ cm Länge und endlich links eine wurstförmige Erhabenheit von 7 cm Länge, mit stumpfem oberen und spitzem unteren Pol. Der übrigbleibende, freie Teil des Ovales der rechten Seite ist flach.

28. (Nr. 78.) Kleiner, kindlicher Torso (Taf. 3/4, Fig. 4, 5) mit Arm-, Bein- und Halsstümpfen, auf den Beinstümpfen ruhend, das Rückenrelief sehr schön ausgearbeitet, 24 cm hoch, unverletzt, vom unteren Sternalende bis unter den Nabel reichend eine ovale, mit der grösseren Achse vertikal gestellte, 6 : 2,8 cm messende Mulde mit flachem Rande. Das Oval wird in seinem mittleren Teil der Länge nach von einem System von Wülsten gedeckt, die sich in drei Gruppen bringen lassen. Oben ist ein einziger Wulst vorhanden, der links von der Medianebene beginnt und an einigen Punkten nach rechts über die Medianlinie greift und sodann links von ihr endet. Darauf folgen drei nach abwärts divergierende längliche Streifen, endlich im untersten Abschnitt ein Wulst, der rechts von der Mittellinie beginnt, im Bogen nach links, sodann wieder rechts zieht und nach einer

weiteren Links- und Rechtstour am unteren Pol durch einen halb oblongen Wulst gedeckt endigt. In mittlerer Höhe dieses Längsstreifens finden sich an der rechten und linken Seite zwei ovale oder nierenförmige Vortreibungen, sonst sind die Seitenfelder flach und enthalten keine besondere Zeichnung.

29. (Nr. 79.) Männlicher Torso (Taf. 3/4, Fig. 6) mit gegossener Grundplatte aus Thon, 68 cm hoch, Hals- und Armstümpfe mit dargestellt. Nach abwärts reicht die Darstellung bis über das Genitale. Flache Brüste mit verhältnismässig grossen Brustwarzen, an weibliche Brüste erinnernd. Von Bedeutung ist nur das Relief in der Brustbeinregion. Hier finden sich drei geradegestreckte, querverlaufende Leisten. Etwas weiter davon entfernt, ein wenig links von der am Torso durch eine Furche bezeichneten Mittellinie ein grösserer, nach aufwärts konkav verlaufender Wulst. Rückenfläche roh bearbeitet.

4. Gewandstatuen und Kleinfiguren.

30 (No. 38). 30 cm lange, obere Hälfte einer puppenhaften Gestalt, nach unten Bruchende, nach oben primitiv ausgeführtes Gesicht mit Halskrause.

31 (Nr. 67). Schmale, aufrechtstehende, weibliche, bekleidete Gestalt von 1,65 m Länge. Plump ausgeführt. Linker Arm gestreckt und an die Seitenfläche des Rumpfes angelegt, rechter Arm kürzer als in der Norm, Oberarm an die seitliche Rumpffläche angelegt. Im Ellenbogengelenk ist der Arm gebeugt, so dass der Vorderarm in der Öffnung des Gewandes an der rechten Brustseite knapp unter die Brustdrüsen zu liegen kommt. Die schematisch dargestellte Hand kann entfernt werden und ist durch einen Zapfen einfach durch Einschieben in eine entsprechende Lücke zu befestigen. Die Palma der Hand ist nach aufwärts gerichtet, Daumen nach oben aussen, Finger sind gestreckt. Nur in dieser Stellung lässt sich die Hand bequem in

das Objekt einfügen. Oberer Teil der Brust und Füsse unbekleidet. Die Figur zeigt am unteren Teile des Gewandes Reste von Bemalung.

32 (Nr. 74). 68 cm langer Abschnitt einer wahrscheinlich männlichen Gestalt (Taf. 3/4, Fig. 7, 8). Kopf fehlend, unterer Teil in Bruchfläche abgesetzt. Die Figur ist ganz bekleidet. Das Kleid wirft linear vorspringende Falten. Im Verhältnis zum Körper erscheinen die Arme auffallend kurz, die Hände unverhältnismässig gross. Der linke Arm ist unter dem Gewand gestreckt und an die seitliche Brustwand angelegt dargestellt, der rechte Arm fehlt eigentlich in der Darstellung. Er wäre in forcierter Ellenbogenbeugung an die plastisch nicht ausgeführte Hinterfläche zu verlegen, und nur die rechte Hand wird an der Seitenfläche des Thorax sichtbar. Sie ist noch grösser als die ohnehin übergrosse linke und ist fast doppelt so gross, als es der Darstellung des übrigen Körpers entspräche. Zwischen beiden Händen und dem Rumpfe finden sich zwei rundliche Lücken von $2^1/_2$ cm Durchmesser, die in das Innere des hohlen Thorax führen und die in der Plastik von Zeigefinger und Daumen umrahmt sind. Führt man einen entsprechenden Gegenstand in die Lücke ein, so wird er scheinbar durch die unförmliche Hand gehalten, und diese Lücken scheinen auch zum Einschieben gewisser Gegenstände (Opfergaben), vielleicht Blumen, bestimmt gewesen zu sein.

33 (Nr. 76). Bekleidete weibliche Figur (Taf. 3/4, Fig. 9, 10). Dargestellt Kopf, Stamm, obere Extremitäten und die unteren Extremitäten bis zur Mitte der Oberschenkel, $^1/_2$ der nat. Gr., basal durch eine Bruchfläche begrenzt. Die Hände sind frei, beide liegen dem Körper an und zwar ist die rechte gestreckt, der rechten Brustseite angelegt mit halb schematischer Darstellung der Finger, wobei der Daumen dieselbe Stellung erhält wie die übrigen vier Finger. Die linke Hand zeigt die Palma nach aufwärts gerichtet und hält ein Vögelchen. Die ganze 70 cm hohe Figur trägt rückwärts eine breite Lücke.

34 (Nr. 68). Weibliche, bekleidete Halbfigur (Taf. 3/4, Fig. 11), 58 cm hoch. Die Darstellung umfasst Rumpf, Brust und Abdomen bis ungefähr zur Nabelhöhe. Von einer asymmetrischen Basis mit Verkleinerung der linken Hälfte entwickelt sich gegen den Kopf zu fortschreitender Wegfall der linken Seite, so dass höher oben immer mehr die linke Körperhälfte in Wegfall kommt und endlich die linke Schulter, linke obere Extremität und das ganze linke Gesicht fehlt. Der rechte Arm ist im Ellenbogengelenk gebeugt, an Stelle der fehlenden Hand findet sich eine Vertiefung, die blind endigt, und davor eine Lücke, die durch die ganze Dicke des Gusses durchgeht und wohl für eine einfügbare Hand bestimmt ist.

35—45. Eine Anzahl kleiner, bekleideter Ganzfiguren, in aufrechter Stellung oder sitzend. Einzeln oder zu Zweien dargestellt.

45—50. Kleine Tierfiguren (Eber, Schwein, Pferd, Bock, Kuh mit säugenden Jungen).

Eine beträchtliche Zahl von Weihgeschenken aus Terracotta, die ich hier anfügen will, bewahrt die königliche Skulpturensammlung in Dresden. Die Erlaubnis, die Stücke ausserhalb der Sammlungskasten zu besichtigen, sowie Photographien einer Anzahl der Objekte verdanke ich dem Direktor der königlichen Skulpturensammlung, Herrn Geheimrat Professor Dr. Treu.

Die Sammlung umfasst:

zwei rechte, flach gestreckte Hände,
zwei linke Vorderarme,
einen rechten Vorderarm,
einen linken Unterschenkel,
ein Unterschenkelpaar,
vierzehn Füsse (sieben rechte, sieben linke), zum Teil mitgemalten Schuhriemen und Sohlenunterlage,

einen kindlichen Fuss,
drei Fusspaare (zum Teil Bruchstücke von Statuen),
ein rechtes Knie mit dem angrenzenden Teil des Beines in roher Durchführung,
zwei männliche äussere Genitalien,
drei „Uteri",
einen weiblichen Rumpf (Torso).

Sodann zwei Weihgeschenke aus Marmor:

1. Ein Paar weibliche Brustdrüsen in schematischer Darstellung auf einem rechteckig zugeschnittenen Marmorstück,
2. eine grosse Zehe.

Diese beiden Objekte sind angezeigt und abgebildet im Archäologischen Anzeiger 1889 (S. 102) und im Jahrbuch des k. deutschen archäologischen Instituts (Bd. IV, Beiblatt).

Den meisten der in Modena befindlichen etruskischen Weihgeschenke mit anatomischen Darstellungen sind wohl die normalen anatomischen Verhältnisse zu grunde gelegt. Zumindest ergeben sich kaum genügende Anhaltspunkte, pathologische Darstellungen mit Sicherheit darin zu erkennen, wenn ich von den „Bubonen" absehe. Nur bei einem einzigen Stücke (Nr. 40) könnte man in den dargestellten Querleisten auf der Vorderfläche der Brust Keloide vermuten, wobei dann allerdings die besonders topographisch an die Brustbeingrenze erinnernde Darstellung unerklärt bliebe (wie mir überhaupt diese Erklärung sehr geschraubt vorkäme). Es entspricht wohl besser den Thatsachen, wenn man als Ursache für das merkwürdige Brustrelief einfach die ungenaue Darstellung heranzieht, derzufolge ja der ganze Rumpf viel zu lang geraten ist. Im Gegensatz hierzu steht allerdings die sonstige gute und ziemlich naturgetreue Oberflächenbehandlung der Brust und der vorderen Bauchwand. Doch möchte ich darin für die Deutung des

Brustreliefs keine Schwierigkeit erblicken: sehen wir doch auch an anderen Weihgeschenken nicht selten, dass an einem und demselben Stück einzelne Details naturgetreu und andere vollkommen schematisch dargestellt sind. Ich brauche dazu nur auf die übrigen Rumpfabbildungen der Modenenser Sammlung zu verweisen. Anderseits liesse das Brustrelief noch eine Deutung vom medizinischen Standpunkt zu, die ich S. 192 erwähne und wonach dieses Stück medizinischen Studienzwecken gedient haben könnte. Diese Deutung jedoch erscheint in Anbetracht der sicheren Fundgeschichte des Stückes, wonach es als Weihgeschenk anzusehen ist, kaum haltbar, es sei denn, dass es sich um ein Weihgeschenk eines Arztes handelt.

Wenn andere Objekte, z. B. die erhaltenen Extremitäten, namentlich die Unterschenkel- und Kniestücke, nach ihrer Gestaltung an pathologisch veränderte Extremitäten erinnern, so ist dies doch nur aus der schlechten, schematischen Ausführung des ganzen Objektes zu erklären.

In der Litteratur sind mehrere Stücke bekannt, für welche die Darstellung eines erkrankten Körperteiles angenommen wird. Gut bekannt ist das zum erstenmal von Körte beschriebene und abgebildete Stück mit der Profildarstellung eines übernaturgrossen, mit einer Krampfader behafteten, Beines. Sodann sind die als „Uteri" bezeichneten Weihgeschenke von Neugebauer nach einem in Pompei ausgegrabenen Exemplar aus Terracotta als prolabierte, mit der umgestülpten Vagina überzogene Gebärmutter gedeutet worden. Stücke mit pathologisch-anatomischer Darstellung sind auch in der Sambonschen Sammlung (s. S. 160) enthalten. Endlich wären noch die „Bubboni" zu erwähnen, die ich thatsächlich als Darstellungen von Bubonen [1]) ansehe, während Stieda die krankhaft veränderte Glans penis, also jedenfalls doch auch die Darstellung eines erkrankten

[1]) Nachbildungen von Geschwüren unter den neuzeitlichen Weihgaben erwähnt Andree (1).

Körperteils darin sehen will (s. S. 179). Bei der Bezeichnung „Bubonen“ möchte ich im ganzen die entzündlichen Geschwülste der Inguinaldrüsen gemeint haben, die auch bei nicht luetischen Prozessen häufig auftreten. Die „Bubboni“ unter den Donarien sind also als Material für die Frage, ob im Altertum in Europa Syphilis bestanden hat, nicht zu verwerten.

Einen sehr schönen Beitrag liefert ein von Gigli (14) beschriebenes Objekt: Eine vierkantig prismatische, 23 cm hohe, marmorne Base trägt eine griechische Inschrift die in italienischer Übersetzung folgendermassen lautet:

„Ad Asclepio dio massimo, salvatore benefattore; salvato per le tue mani da un tumore di milza, del quale (tumore) questo è il modello in argento, in segno di grazie al dio, Neochares Juliano, liberto di Augusto.“

Ohne Zweifel war auf dem Stein das Anathem, die Nachbildung des Milztumors in Silber, befestigt. Das Stück ist, ohne dass der Fundort genau bekannt ist (Gigli verlegt ihn in das Äskulap-Heiligtum auf der Insel „inter duos pontes“ in Rom), sicher römischen Ursprungs und ist von Lanciani dem Museo municipale al Celio in Rom geschenkt worden.

Wenn damit das Vorkommen von Weihgeschenken mit pathologisch-anatomischen Darstellungen sichergestellt ist, so treten sie in Gattung und Zahl doch weit hinter die vielen und so verschiedenen Donarien mit Abbildung normalanatomischer oder schematisierter anatomischer Verhältnisse zurück.

Es sei nun gestattet, einiges zu den von mir untersuchten Anathemen des Museo civico in Modena und der königlichen Skulpturensammlung in Dresden zu bemerken, wobei ich der schon bei der Einzelbeschreibung der Stücke eingehaltenen Gruppierung der Objekte folge:

I. Darstellung einzelner Körperteile:

Es finden sich darunter männliche, bärtige oder bartlose Köpfe sowie weibliche Kopfhälften. Der weibliche Typus ist nach dem Gesichtsschnitt und der Haartracht zu erkennen. An einzelnen Objekten ist nur der Gesichtsteil hinreichend modelliert und sind im übrigen lediglich Konturen gegeben, häufiger ist jedoch der ganze Schädel ziemlich vollkommen und künstlerisch gut ausgeführt. Die Halbköpfe sind zumeist hohl, nur einige solid gegossen, sämtliche tragen an ihrer glatten Fläche eine Lücke. Auch ganze Köpfe der beschriebenen Form sind ziemlich zahlreich vorhanden und zwar gleichfalls bärtige, bartlose und weibliche Köpfe. Hat es sich, wie man mit Recht annehmen muss, in den etruskischen Weihgeschenken aus Terracotta mitunter um eine billige, fabrikmässig erzeugte Marktware gehandelt, so waren wenigstens viele Typen vorrätig. Endlich finden sich auch Idealköpfe, die zum Teil Idealbilder einzelner Gottheiten darstellen. Stieda hat an seinem Material keine bärtigen Köpfe gefunden (weshalb ich die Abbildung eines solchen beifüge [Taf. 1, Fig. 2]), er zweifelt allerdings nicht, dass solche vorkamen. Müller-Deecke (25) fand auch charakteristische Gesichtszüge, so dass er zur Annahme gelangt, es handle sich stets um Porträtköpfe. Diese Ansicht möchte ich nach dem von mir untersuchten Material nicht teilen. Meiner Meinung nach sind auch die Köpfe, was die bildhauerische Ausführung selbst anlangt, viel zu roh gearbeitet, als dass sich, wie es Stieda anregt, etwas über die Rasse des Volkes ermitteln liesse, dessen Vertreter die Weihgaben darbrachten. Inschriften finden sich an den Köpfen nicht.

Die Gesichtszüge der beiden Masken sind schematisiert. Eine schöne, die Augen und Nase umfassende mit einer Inschrift versehene Maske aus Marmor, ein Heilungsanathem griechischen

Ursprungs[1]), besitzt die antike Skulpturensammlung der königlichen Museen in Berlin (Nr. 220). Das Augennasenstück der Modenenser Sammlung ist diesem Objekt ähnlich.

Die Ohrmuschel ist beidemale ziemlich schematisch dargestellt. Beide Abbildungen würden eigentlich krankhaft veränderten Muscheln entsprechen und zwar das eine Stück einer über die Norm vergrösserten[2]) Muschel, das andere einer Verschmelzung beider Ohrmuscheln (Synotie), die sich bei mancher Form von Doppelmissbildungen (Syncephalus, Janiceps assymetros), selten bei einfachen Missbildungen (Aprosopus) findet. Für diese Ansicht könnte auch besonders ins Feld geführt werden, dass thatsächlich das Ohrenpaar eines Kindes dargestellt ist und sich auch nur kindliche Synoten finden, weil es sich in allen Fällen um totgeborene Früchte handelt, oder längstens in den ersten Wochen nach der Geburt der Tod infolge von Anomalien des Blutgefässsystems eintritt. Dazu kommt noch, dass, wenn z. B. das Augenpaar in einem Weihgeschenke abgebildet wird, immer die Organe in normaler Topographie, also etwa nach Fig. 4 (Taf. 1/2) dargestellt werden, z. B. beide Augen und die Nase. Es wäre somit anzunehmen, dass, wenn es sich um ein Weihgeschenk handelt, durch welches der Gottheit eine Darstellung der beiden Ohren eines normalen Menschen dargebracht werden sollte, beide Ohren an einem Schädel dargestellt worden wären.

In einem einzigen Stücke der Modenaer-Sammlung ist eine Hand dargestellt. Das in der Palma befindliche Gebilde erweist sich nach seiner Gestalt, der breiten Endfläche und dem in der Mitte befindlichen kleinen Nabel unzweifelhaft als Kuchen oder Frucht. Es handelt sich somit um die Darstellung einer Hand,

1) Ein gleiches Objekt wird neben Mammae und Gliedern von Perdrizet (30) beschrieben. Derselbe Autor bringt auch ein eingehendes Litteraturverzeichnis über die griechischen Anatheme.

2) Reisch (l. c.) erwähnt auch die Darstellung verletzter Ohren auf Weihgeschenkstatuen von Faustkämpfern.

welche ein Backwerk oder eine Frucht als Opfer darbringt. Stieda ist bei der Deutung eines von ihm beschriebenen, ganz ähnlichen Stückes einem Irrtum unterlegen, indem er das Gebilde in der Palma als „grosse Geschwulst des Handtellers" auffasst[1]).

Votivhände sind in bedeutender Menge bekannt und beschrieben worden, doch stellen sie in der Mehrzahl (so besonders die mit Inschriften versehenen Bronzehände) nicht Weihgeschenke, sondern Apotropaia dar, Opferstücke, welche nach dem Ideenkreis, dem sie entstammen, mit den Weihgeschenken nichts zu thun haben. Was das Vorkommen linker oder rechter Hände unter den Donarien anlangt, so sind hierüber die unglaublichsten Vermutungen und Äusserungen zu verzeichnen: meint doch Meyer (23), dass alle Votivhände Frauenhände seien: Ich möchte die bei all diesen Votivhänden auffällige Darstellung einer zarten Hand nur auf den schematischen Charakter der ganzen Darstellung zurückführen. Es liegen hier ja doch vom künstlerischen Standpunkte wenig wertvolle Bildnisse vor, und eine von einem Ungeübten modellierte menschliche Hand wird, da sie mehr und mehr an Relief verliert, sich dem Typus der schmalen Frauenhand nähern. Hierher gehört auch die ziemlich schematische Darstellung eines rechten Armes, bei welcher der abgestutzte Oberarm als Grundfläche dient. Die erwähnten Stücke sind in natürlicher Grösse dargestellt: beifügen möchte ich noch die Abbildung eines in der Dresdener Sammlung befindlichen Objektes, eines ziemlich schematisch und roh ausgeführten linken Vorderarmes mit der Hand (Taf. 1/2, Fig. 16); die Abbildung eines Stückes, Darstellung eines einzelnen Fingers, bringt Grivaud de la Vincelle (15).

Sämtliche Füsse zeigen natürliche Grösse. Eine reiche Sammlung von Füssen aus Terracotta besitzt die Dresdener Skulpturensammlung. Es finden sich rechte oder linke Füsse,

---

1) Von dieser Auslegung ist allerdings Stieda selbst abgekommen und giebt in einer Fussnote zur Figurenerklärung die Deutung eines in der Hand ruhenden Körpers, vielleicht einer Frucht, zu.

manchmal ist ein Fusspaar dargestellt, auf einer mitgegossenen Unterlage ruhend oder ohne Unterlage. An manchen Stücken sind die Schuhriemen in rotbrauner Farbe gemalt. An dem Knie-Schenkel-Fuss-Stück lassen sich keinerlei krankhafte Veränderungen nachweisen. In diese Gruppe gehören auch die Darstellung eines Knies mit der unteren Hälfte eines Oberschenkels und der oberen Hälfte eines Unterschenkels aus der Dresdener Sammlung. Beide Stücke sind hohlgegossen, an den Enden geschlossen, ohne Bruchflächen. Die Marmorzehe in Dresden ist oben (S. 172) erwähnt.

Den Darstellungen der weiblichen Brustdrüsen in der Sammlung von Modena wäre noch ein Stück der Dresdener Sammlung anzureihen. Ein prismatisches, grauweisses Marmorstück trägt an einer Seite eine ziemlich schematische Darstellung eines weiblichen Brustdrüsenpaares.

Weihgeschenke, welche die männlichen Geschlechtsorgane darstellen, scheinen sehr häufig zu sein. Der Penis wird häufig mit den Hoden dargestellt. Stieda hat unter den Weihgeschenken männliche Glieder ohne Hoden nicht zu Gesicht bekommen: In der Sammlung von Modena ist ein Anathem vorhanden, an welchem lediglich das männliche Glied mit der behaarten Peniswurzel ohne Hoden abgebildet ist. An allen Stücken ist die Glans penis von der Vorhaut bedeckt. Die Stücke variieren an Grösse. Vielleicht mag die Darstellung des abstehenden Penis der Darstellung des erigierten Gliedes entsprechen. Doch erscheint auch hier die Vorhaut nicht über die Glans penis retrahiert. Sämtliche hierhergehörigen Objekte sind recht schematisch ausgeführt. An zwei Stücken der Dresdener Sammlung sind die äusseren, männlichen Geschlechtsteile im Zusammenhang mit den allerdings zum Teil abgebrochenen Schenkeln und dem Unterleib dargestellt.

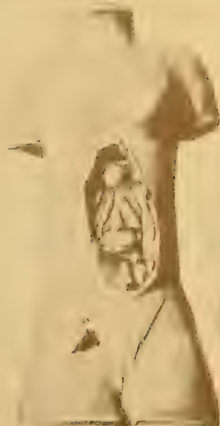
Die in der Katalogbeschreibung von Modena als „Bubboni“ bezeichneten Stücke scheinen mir tatsächlich Bubonen im Sta-













dium cirkumskripter, hochgradiger Drüsenschwellung kurze Zeit vor dem Aufbruch der Geschwulst darzustellen. Ich kann nicht die Gründe einsehen, welche Stieda zurückhalten, sich dieser in Italien gangbaren Deutung solcher Weihgeschenke anzuschliessen. Sehen wir doch in manchen Fällen, dass Bubonen ein Oberflächenrelief der Inguinalgegend hervorbringen, welchem zufolge die Weihgeschenksdarstellung nicht einmal sehr schematisiert erscheint. Die Meinung Stiedas, dass diese Stücke die krankhaft veränderte Eichel des männlichen Gliedes darstellen, möchte ich nicht teilen. Man müsste dann annehmen, dass gerade diese Organe von den Alten, in mehr als natürlicher Grösse dargestellt, als Weihgeschenke dargebracht wurden, ohne dass, wie ich oben erwähnt habe, zu dieser Deutung überhaupt ein Grund vorhanden ist.

Interessant sind auch die beiden Darstellungen des Skrotums mit der Peniswurzel. Das eine Stück zeigt in ziemlich natürlicher Form die Hautfurchen des Skrotums, an dem anderen Stück sind diese Furchen stilisiert dargestellt. Auf den Parallelismus, dass gerade an Darstellungen anatomischen Charakters in der Antike mehr weniger natürliche Darstellungen neben stilisierten vorkommen, werde ich noch besonders zurückkommen.

Objekt 24 auf Tafel 5 der Stiedaschen Arbeit ist sicher als Skrotum zu fassen, wie ein Vergleich mit den unzweifelhaft als Skrotum erkennbaren Stücken der Modenenser Sammlung (siehe Taf. 1/2, Fig. 10, 11 meiner Arbeit) zeigt. Stieda hält das Stück für Nebenkörper der Scheide (Harnblase?) und diese Ansicht Stiedas ist daraus zu erklären, dass eben Stieda Darstellungen des Skrotums nicht vorgelegen sind. Aber schon die mediane Längsfurche an dem dargestellten Organe und das Schnittende lassen es als Skrotum, wahrscheinlich kindliches Skrotum, deutlich erkennen.

Die äusseren, weiblichen Geschlechtsorgane sind an keinem der Stücke der Modenenser Sammlung isoliert darge-

stellt. Dagegen finden sich sowohl dort als auch im Museum von Dresden die sogenannten „Uteri“. Bei der Frage, welcher Abschnitt des weiblichen Geschlechtsorganes abgebildet ist, hat man meiner Meinung nach viel zu sehr auf die doch vollständig schematische Behandlung der Oberfläche Gewicht gelegt. Ich glaube wohl, dass man entsprechend der in Italien gewöhnlichen Bezeichnung „uteri“ auch wirklich de Gebärmutter darin dargestellt finden kann. Bei dieser Deutung möchte ich in den quer verlaufenden Falten, die in den Weihgeschenken, dagegen nicht an den natürlichen Präparaten zu finden sind, keine Schwierigkeit finden. Der Erzeuger solcher Weihgeschenke hat vielleicht zur Belebung der sonst glatten und einförmigen Oberfläche die Furchen in den Thon eingegraben. Übrigens mögen die stilisierten Querfurchen dieser länglichen, ovalen oder birnförmigen Gebilde aus der Beobachtung einer gewissen faltigen Unebenheit am natürlichen tierischen Objekte ihren Ausgang genommen haben (s. S. 181). Schwerwiegender erscheint mir dagegen ein anderer Grund, auf welchen auch Stieda rekurriert, dass die Alten den menschlichen Uterus selbst nicht kannten und ihn nach dem Befund von Tieren zweihörnig dachten. Danach wäre in den Stücken ein tierischer Uterus abgebildet, oder man kann der Ansicht Stiedas beipflichten, der diese Stücke für Darstellungen der Vagina hält, oder der Ansicht Neugebauers (26), dass es sich dabei um die Darstellung eines Prolapses handelt. Die länglichen, rechteckigen Stücke, die sich in der Dresdener Sammlung finden, lassen auch wohl die Deutung zu, dass es sich um die Darstellung eines Prolapsus recti handelt. Das an manchen derartigen Weihgeschenken befindliche kleine Höckerchen, das einige als Gallenblase, andere als Ovarium, ja sogar als Hoden deuten, ist wohl am ehesten mit Stieda als Harnblase aufzufassen. Ein ohne Zweifel hierher gehöriges Stück von Bomarzo (die eine der beiden Tavolette ovoidi) teilt Bazichelli (3) unter der Deutung mit, dass auf

dem Relief zwei Uteri dargestellt seien, der eine mit gefalteter, der andere mit glatter Oberfläche.

Übrigens zeigen Uteri gravider geschlachteter Rinder nicht selten in der zufälligen Lage des Objektes nach dem Ausweiden eine solche Faltung und es ist mehr als wahrscheinlich, dass, sofern es sich ursprünglich um die Erzeugung von Weihgeschenken nach natürlichen Objekten handelt, für den Erzeuger der Terrakotten die beim Fleischer umherliegenden tierischen Eingeweideteile das Vorbild abgegeben haben. Die weitere Herstellung erfolgte aber jedenfalls einfach unter Zugrundelegung einer Abbildung schematisch. Es erscheint meiner Ansicht nach ganz müssig, an diese Objekte den Massstab einer eingehenden anatomischen Kritik anzulegen.

Die in der Sammlung von Modena enthaltene Eingeweidetafel stimmt in Form und Grösse ziemlich mit den von Stieda beschriebenen Stücken überein. Der an dem oberen Ende gelegene knopfartige Vorsprung ist sicher als Herz zu deuten, die unter ihm befindlichen sechs, mehr weniger dreieckigen Streifen entsprechen wohl sämtlich der Lunge. In der unteren Hälfte hätten wir den median verlaufenden, gewundenen Streifen als Darm, ein Höckerchen an seinem Ende vielleicht als Blase anzusprechen. Rechts und links vom Darm sind nun in Form isolierter Wülste dargestellt: Leber, Milz, die beiden Nieren. Kleine Höckerchen, die an den unteren Nierenpol anschliessen, vermag ich nicht zu deuten, ebensowenig ein isoliertes Höckerchen rechts unten vom Darmstreifen. Ist die ganze Eingeweidetafel, was ja das Wahrscheinlichste sein dürfte, nach dem autoptischen Bilde eines Säugetieres hergestellt, so könnten in den beiden Anhängen der Niere isolierte Nierenstücke, wie sie ja bei Tieren in Form abgesprengter Teile nicht selten zu finden sind, gesehen werden. Im untersten Vorsprung kann man den Uterus oder die Harnblase (dann wäre das oben als Harnblase angesprochene Stück dem Darm zuzurechnen) erblicken.

Ich hätte auch nichts dagegen, wenn jemand die Deutung vorzieht, dass auch dieser Vorsprung dem Darmrelief angehöre. Die vollkommen unkünstlerische, unexakte Art der Darstellung auf den Eingeweidetafeln verträgt eben nicht eine exakte anatomische Diskussion. Ich möchte daher auch in der Darstellung von sechs Lungenlappen keine anatomische Besonderheit sehen, bei welcher man sich auf den Bau der Tierlunge, besonders der Nager, beziehen müsste. Bei der schematischen Teilung des ganzen Feldes ergaben sich eben für den Hersteller der Eingeweidetafel sechs Felder, und dafür Thatsachen aus der Anatomie herbeizuziehen, ist völlig überflüssig. Derartige Darstellungen entsprachen einem hergebrachten Schema, und aus unserer Zeit stammende Weihgeschenke aus Wachs, wie sie sich besonders in den Marienkirchen finden, zeigen, dass sich der Volksgeschmack und die anatomischen Kenntnisse der Hersteller dieser Weihgeschenke seit den Zeiten der Etrusker fast unverändert erhalten haben, soweit es auf die künstlerische Höhe und die anatomische Richtigkeit der Darstellung ankommt. Ich wäre aber auch geneigt, in mehreren der von Stieda beschriebenen und abgebildeten Stücke die von Stieda sogenannte dreilappige Leber als Lunge zu fassen, wonach dann auch in Stiedas Stücken die Leber immer als ungeteilter Wulst dargestellt ist. In der Deutung des langen, spindelförmigen, links gelegenen Körpers an den drei Rumpfstücken mit geöffneter Leibeshöhle im Museo nationale in Rom (siehe Stieda l. c. S. 86, 5—7) als Milz schliesse ich mich vollkommen Stiedas Meinung an. Gelegentlich eines Aufenthaltes in Rom habe ich alle drei Stücke zu sehen Gelegenheit gehabt.

Ich gelange nun zur Besprechung der Rümpfe. Diese vier Stücke bilden die Zierde der Weihgeschenkssammlung von Modena. Die ganze Darstellung verrät einen geschickten Erzeuger und besonders ein Stück, darstellend den Rumpf eines

Kindes (28 [Nr. 78]), besitzt auch an sich bedeutenden Kunstwert. Derartig vollständig erhaltene Rümpfe sind nicht beschrieben worden, und ich habe auch, soweit die etruskische Sammlung im Vatikan dem Besucher zugänglich ist, in dieser grossen Sammlung, ebenso auch im grossen etruskischen Museum in Florenz kein ähnliches Stück gesehen. Auch Stieda erwähnt, besonders, soweit es sich um die Darstellung in Terracotta handelt, nur Fragmente von Rümpfen.

Alle vier Objekte sind an der Brustseite mit besonderen anatomischen Darstellungen versehen. Das Stück (Nr. 28 [78]) stellt einen kindlichen Rumpf dar, das zweite Objekt (Nr. 26 [75]) den Rumpf eines erwachsenen Menschen, Nr. 27 (77) den Rumpf einer erwachsenen weiblichen Person, das vierte Stück einen männlichen Rumpf (29 [Nr. 79]). Im Stück Nr. 79 sind in den drei quer verlaufenden und der unteren halbrunden Leiste die einzelnen Abschnitte des Sternums dargestellt, vielleicht auch könnte man glauben, dass es sich hier um eine vollkommen naturgetreue Darstellung eines abnormen Falles handelt. Bis zu einem gewissen Grade erscheint die Darstellung an diesem Weihgeschenk der bekannten Abbildung des Brustkorbes im Büstenzimmer der Skulpturensammlung des Vatikans verwandt.

Die drei anderen Rümpfe zeigen übereinstimmend eine anatomische Darstellung von Eingeweiden in einem in mittlerer Höhe gelegenen, mit der längeren Achse vertikal stehenden Oval. Das Eingeweiderelief selbst ist am schönsten an dem kindlichen Rumpfe Nr. 78 ausgeführt. In einer ovalen Vertiefung findet sich ein Konvolut von Wülsten. Den obersten Streifen halte ich für den Magen, die mittleren drei für die dreilappige Leber, median darunter findet sich der Darm; im Wulst am unteren Darmende kann man die Harnblase, in den zwei Wülsten zu beiden Seiten die Nieren erblicken. Nicht unmöglich wäre übrigens auch folgende Erklärung: der obere mediane Wulst: Herz; die drei

Lappen darunter: Lunge, ein isoliertes Stück im rechten Kontur des dargestellten Darmkanals würde danach die Leber darstellen; die Deutung der übrigen Stücke bliebe unverändert.

Klarer ist das anatomische Relief auf dem weiblichen Rumpfe Nr. 77. Hier findet sich in der Darstellung ziemliche Übereinstimmung mit der Eingeweidetafel (Taf. 1/2, Fig. 18) der Modenenser Sammlung, andererseits auch mit einigen von Stieda beschriebenen Stücken. Den Wulst im oberen Abschlusswinkel des Ovals deute ich als Herz, zwei kleine Wülste links davon am vorspringenden Rande als vordere Rippenenden, die sechs Wülste als Lunge; annähernd median darunter liegen in kraniokaudaler Richtung: Leber, Magen, Harnblase; zwei kleine seitliche Wülste wären als Nieren, ein langer, ovaler Vorsprung am linken Reliefrande (vielleicht als krankhaft vergrösserte) Milz, ein Wulst links von der Harnblase als Ovarium oder besonders unter Zugrundelegung eines Tierpräparates als männliche Geschlechtsdrüse anzusehen, der gewiss vorhanden gewesene, entsprechende, symmetrische Wulst rechts von der Harnblase ist abgebrochen. Neben dieser Deutung kann übrigens auch die Deutung, welche Stieda seinen Stücken giebt, wonach die mittleren drei der obengenannten Lungenwülste als dreilappige Leber, das oben als Leber bezeichnete Stück mit dem obengenannten Magenstück als Magen, zu beschreiben sind, nicht von der Hand gewiesen werden.

Am schwierigsten ist die Deutung der anatomischen Darstellung des Rumpfes Nr. 26 [75], weil an diesem Objekt ein Teil der Wülste abgebrochen ist und besonders viele und unregelmässig verlaufende Wülste dargestellt waren, wie sich aus den erhaltenen Wülsten und den Brustflächen erkennen lässt. Man könnte zunächst an die Darstellung eines Darmkonvoluts denken, in Übereinstimmung mit Stiedas Abbildung 13 auf Tafel 4, 5, doch lässt sich das Bild auch folgendermassen auflösen: Im linken Teil des Ovals ein median gelegener Höcker

als Herz, zu beiden Seiten die Lungen, darunter in der Mitte Magen und Darm, zwischen zwei quer verlaufenden Darmstücken die Blase, rechts vom Magen die Leber, links die Milz, am untersten Rande, dem rechten Leberrande, beziehungsweise dem Milzpol angeschlossen, die beiden Nieren.

Ich bemerke ausdrücklich, dass ich keineswegs auf einer bestimmten der oben gegebenen Deutungen beharre. Gerade aus dem Vergleich dieser 4 Rümpfe untereinander können wir erkennen, dass in der Darstellung des ganzen Rumpfes dem Künstler thatsächliche Verhältnisse, vielleicht individuelle Modelle vorgelegen sind. In Grösse und Grössenverhältnissen lassen ja diese Rümpfe den Charakter als kindlichen Rumpf, eines halb Erwachsenen, einer erwachsenen jungen weiblichen Person, eines grösseren Knaben oder erwachsenen Mannes sofort erkennen. Bezüglich der Eingeweidedarstellung lagen aber gewiss Schemata vor. Die Darstellung der Eingeweidestücke entsprach einem Geschäftsbedürfnis und es lässt sich am ehesten denken, dass für ihre Darstellungen an den Rümpfen die Erzeuger Vorlagen benützten. Alle diese Vorlagen mögen ja auf ein mehr weniger gut gezeichnetes Original des anatomischen Befundes eines Tieres zurückgehen. Für den Gebrauch derjenigen Leute dagegen, welche die Eingeweidetafeln und Rümpfe kauften, wurde diese Zeichnung schematisiert, verschiedenen Tieren und weiters wahrscheinlich verschiedenen Krankheiten und Verkaufspreisen entsprechend.

Die IV. Gruppe der Modenenser Sammlung, die Statuen und kleinen Ganzfiguren, sind vom medizinischen Standpunkte kaum von Interesse. Sie fördern hingegen sicher unser Verständnis für die Weihgeschenke überhaupt. Besonders können wir aus diesen Darstellungen wieder die im allgemeinen geringe, künstlerische Höhe der Weihgeschenke ersehen. Zum Teil erscheinen diese Statuen vom bildhauerischen Standpunkt als vollständig missglückte Darstellungen. Das Verhältnis der

Extremität zum Stamm und zum Kopfe ist an einem einzigen Stücke, ziemlich naturgetreu dargestellt. Sonst ist in der Darstellung die Hand zumeist missglückt. Eine fast kindische Unbeholfenheit der Darstellung verrät das Stück Nr. 32, (Taf. 3/4, Fig. 7, 8). An dem säulenartig geformten Rumpf ist eine übergrosse Hand seitlich angelegt dargestellt. Die Hand ist für den Rumpf viel zu gross, sie ist auch zu nahe gegen den Rumpf angelegt, und so kommt es, dass an der Seite nicht mehr Platz genug war, um das durch das Gewand verdeckte Armrelief erkennen zu lassen (Taf. 3/4, Fig. 8). Unverhältnismässig klein ist beispielsweise der Kopf der Statue Nr. 33 (Taf. 3/4, Fig. 9, 10), deren Hände eher an tierische Tatzen als an menschliche Hände erinnern.

In den Weihgeschenken mit anatomischen Darstellungen haben wir Kuriosa vor uns, für welche uns Vergleichsobjekte für die Bemessung des Kunstwertes, damit für die anatomische Richtigkeit der einzelnen Darstellungen fehlen. Die Gewandfiguren sind nun zweifellos in ihrer Entstehung auf die Künstler zurückzuführen, welche auch die Weihgeschenke mit anatomischen Darstellungen erzeugten. Das lässt sich auch sehr gut gerade an der Sammlung von Modena erkennen, deren einzelne Stücke auch nach dem Fundorte zusammengehören. Ein Vergleich der Gewandfiguren mit sonstigen bildhauerischen Darstellungen des Menschen selbst aus etruskischer Zeit zeigt uns nun ohne weiteres, dass es sich in diesen Weihgeschenken um eine wohlfeile, für ein wenig verständnisvolles Publikum berechnete Marktware handelt, und ich glaube, dass danach auch die künstlerische Höhe der Weihgeschenke mit anatomischen Darstellungen, für welche uns, wie erwähnt, direkte, künstlerisch hochstehende Vergleichsobjekte fehlen, von Ausnahmen abgesehen, gering anzusetzen ist.

Eine besondere Deutung für die Darstellung des halben Schultergürtels und der rechten Kopfhälfte an der Büste Nr. 34

(Taf. 3/4, Fig. 11) kann ich nicht finden. Nach der übrigen, rohen Ausführung gehörte das Stück wohl zu den wohlfeilsten seiner Gattung. Es wurde wohl für Seitenansicht bestimmt und so aufgestellt, dass es dem Beschauer seine ausgeführte rechte Seite zuwendete, und die Ausführung der linken Körperseite erschien dann überflüssig. Die gesondert zu befestigenden Hände der Statuen Nr. 31 und 34 folgen wahrscheinlich nur aus der Forderung eines unkomplizierten Gusses: Es war jedenfalls das Einfachste, die Hand gesondert zu giessen und dann in die entsprechende Lücke der Statue einzufügen: bei den an den Körper angelegt dargestellten Händen war ein Sonderguss nicht nötig.

Die als Weihgeschenke dargebrachten Miniaturbilder von Haustieren entsprachen entweder Erinnerungsbildern dargebrachter Tieropfer oder Dankopfern für die Heilung von Haustieren.

Bildhauerische Denkmäler anatomischen Charakters haben wiederholt Veranlassung zur Diskussion gegeben, ob und inwiefern den anatomischen Darstellungen im Altertum ein Selbstzweck zuzuschreiben ist, d. h. inwiefern sie der Anatomie, beziehungsweise der Medizin gedient haben mochten. Auf die Weihgeschenke ist bei diesen Untersuchungen wenig Rücksicht genommen worden. Es handelt sich in der Litteratur grösstenteils um Kunstdenkmäler, welche in Form der sogenannten Larva das menschliche Skelett zur Ansicht bringen, oder um die bekannten Darstellungen des menschlichen Rumpfes oder der Eingeweide, die rein deskriptiv behandelt wurden und bei deren Deutung man auf die Weihgeschenke kaum rekurrierte.

Das erhaltene Material antiker Objekte mit Darstellungen anatomischen Charakters ist überaus zahlreich und lässt folgende Gruppierung zu:

A. Darstellungen menschlicher Knochen:
1. des Schädels,
2. des Rumpfskelettes,
3. einzelner Knochen,
4. ganzer Skelette.

B. Darstellungen von Weichteilen des menschlichen Körpers.

C. Darstellungen von Larven, Lemuren.

Eine Diskussion des umfänglichen Materials liegt ausserhalb des Rahmens meiner Arbeit; nur nebenbei sei erwähnt, dass wir eine zusammenfassende, kritische Darstellung Treu verdanken. Seither (die Abhandlung von Treu ist 1873 erschienen) ist das Thema nur gelegentlich der Interpretation neuer einschlägiger Funde, nicht aber unabhängig erörtert worden.

Für uns sind hingegen die möglichen Ursachen und Veranlassungen von Interresse, die im Altertum anatomische Abbildungen veranlassten oder begünstigten. Ich glaube nun, dass man danach fünf Gruppen unterscheiden kann:

I. Dienten anatomische Abbildungen zur Bezeichnung des entseelten menschlichen Körpers und zwar a) des menschlichen Körpers, der noch keine Seele hat (siehe die scenischen Darstellungen der Skelette und Prometheus), b) des menschlichen Körpers, der keine Seele mehr hat. Und zwar treten hier Skelettabbildungen auf sowohl in Darstellungen allgemeinen Charakters zur Bezeichnung irgend eines toten Körpers, als auch in den Bildern der Totenklage als Beizeichen einer bestimmten, als tot zu kennzeichnenden Person.

II. Weisen Darstellungen philosophischen Charakters häufig Skelette, besonders Larvenabbildungen auf, die schliesslich alle nur der Illustrierung des „*Γνῶθι σεαυτόν*“ oder des „*Τοῦτ᾽ ἄνθρωπος*“ dienen, welche Worte nicht selten noch ausdrücklich als Inschrift beigefügt sind. Die Larven, welche die Vergänglichkeit des Lebens vor Augen führen, laden den Beschauer zu frohem Lebensgenusse.

III. Eine grosse Zahl anatomischer Abbildungen resultiert aus der Sitte der Darbringung von Weihgeschenken.

IV. Kommen Abbildungen von Tierknochen auf Münzen wegen der als Abzeichen gut verwendbaren, charakteristischen Umrisse vor.

V. Die fünfte Gruppe umfasst die fachanatomischen Darstellungen.

Ich will nun im folgenden diejenigen erhaltenen oder in der Litteratur genannten Stücke besprechen, welchen nach dem Inhalt der Darstellung, den Litteraturangaben oder nach dem Fundort streng, d. h. fachanatomische Bedeutung zukommt, von welchen man annehmen kann oder muss, dass sie als Hilfsmittel beim Studium der Medizin gedient haben. Hierfür kommen nur folgende Objekte in Betracht:

1. Das sog. Skelett des Hippokrates.

2. Die von Lovatelli (21) angeführten Bronzeskelette im Museum von Imola.

3. Der Marmorrumpf mit der Darstellung des Brustkorbes im Vatikan in Rom.

4. Der Rumpf Nr. 29 (Taf. 3/4, Fig. 6) im Museo civico von Modena.

5. Der Marmortorso mit der Darstellung der Brust- und Baucheingeweide im Vatikan in Rom.

6. Der Marmorschädel in London.

Alle anderen Denkmäler gehören der Kleinkunst an (vorzüglich symbolische Darstellungen von Skeletten u. ähnl.) oder es handelt sich um die Darstellung von Larven (Larvae nudis ossibus cohaerentes) oder endlich um Weihgeschenke der landläufigen Form und Ausführung.

Ich sage ausdrücklich, dass ich die Weihgeschenke „der landläufigen Form und Ausführung" von vorneherein von der V. Gruppe ausschliesse. Es ist aber durchaus fraglich, ob auch für andere Abbildungen die Zugehörigkeit zur Gruppe der fach-

anatomischen Abbildungen abzulehnen ist, wenn sie die Deutung als Weihgaben zulassen. Durch Litteraturangaben ist die Annahme vollauf gerechtfertigt, dass auch Ärzte Weihgaben dem Heilgott dargebracht haben. Diese Geschenke waren zum Teil nach ihrer Darstellung gewiss indifferent (phalen, Schüsseln u. f. f.). In dem Fund von Anathemen, den Bazzichelli (3) beschreibt, sind aber auch zwei chirurgische Instrumente genannt. Und wenn der Arzt möglicherweise nach einer glücklich verlaufenen Operation das Instrument dem Gott weihte, so ist nicht auszuschliessen, dass er ein andermal das anatomische Bild, an dem er sich Kenntnisse erworben hat, aus Dankbarkeit dem Gott darbringt. So würde das fachanatomische Modell zum Weihgeschenk.

Was nun die sechs oben genannten Stücke anlangt, so können wir das Skelett des Hippokrates kaum beurteilen, da darüber nur die Notiz bei Pausanias[1]) vorliegt. Treu (40) gelangt in der eingehenden Berücksichtigung der Litteratur und späterer Funde zur Ansicht (pag. 50), dass es sich beim Skelett des Hippokrates nicht um eine anatomische Skelettabbildung, sondern um eine Larve handelt. Die derzeit vorhandenen kleinen Bronzeskelette geben dieser Auffassung recht: Das Dresdener Stück, das ich gesehen habe und das im Jahrbuch des k. deutschen Archäol. Instit. Bd. IV, 1889, S. 102 beschrieben ist, zeigt vollkommenen Larventypus und die von Lovatelli beschriebenen und abgebildeten Objekte sind gleichfalls bis auf zwei durchaus Larven. Hat das Skelett des Hippokrates Larventypus gehabt, so ist ihm gewiss keinerlei Bedeutung als fachanatomische Abbildung zuzusprechen. Über die Detailausführung des Stückes ist aber nichts bekannt und da es immerhin möglich wäre, dass es den unten beschriebenen zwei Stücken von Imola, die wohl als fachanatomische Darstellungen angesehen

[1]) Pausanias erzählt im 10. Buch seiner Schriften, dass ein von Hippokrates dem Gotte geweihtes, bronzenes Skelett in Delphi aufbewahrt worden sei.

werden können, glich, so muss die Bedeutung des „Skelettes des Hippokrates" fraglich bleiben.

Die von Lovatelli (21) angeführten Bronzeskelette von Imola habe ich selbst nicht gesehen und kenne sie nur aus der Beschreibung und Abbildung bei Lovatelli (l. c.). Bis auf zwei Objekte handelt es sich um Larven. Sind die Abbildungen naturgetreu, so liegen dagegen in diesen beiden Objekten zwei ganz vorzügliche Stücke vor, bei welchen das Skelett, soweit dies an einem Miniaturstück möglich ist, unter voller Berücksichtigung des natürlichen Präparates gearbeitet ist. Es lässt sich ein solches Skelett, das durch seine exakte Ausführung vom Larventypus nichts erkennen lässt, ganz wohl als Hilfsmittel beim Studium der Anatomie denken.

Bezüglich des Marmorrumpfes im Vatikan, hat schon Stieda (l. c.) bemerkt, dass möglicherweise ein Bruchstück vorliegt. Zu gunsten der Deutung Stiedas, dass das Objekt dem erhaltenen Teil eines Sarkophagdeckels entspricht oder aus einer Wand herausgebrochen ist, lässt sich aber nichts anführen. Eher ist die Ansicht vertretbar, dass das Stück überhaupt aus einer weit späteren Zeit stammt. Treu (l. c.), der diesen Thorax in dem Kapitel „Sceleti humani partes, quae in usum medicorum exsculptae videntur" erwähnt, spricht sich über die Deutung des Stückes nicht aus.

Stieda lehnt die Deutung Helbigs, wonach das Stück ein Weihgeschenk ist, ebenso ab wie die Erklärung Brauns (8, 9), dass es sich um die Nachbildung eines anatomischen Präparates handelt. Ich glaube, dass der Brustkorb als Weihgeschenk anzusprechen ist, und stütze mich hierbei auf die folgenden beiden Thatsachen. Erstens besitzt diese Darstellung einige Verwandtschaft mit der Abbildung auf dem Rumpf Nr. 29 von Modena, der nach Fundort und Umständen sicher ein Weihgeschenk darstellt. Zweitens können wir auf die neuzeitlichen Weihgeschenke rekurrieren, unter welchen gleichfalls Brustkörbe vorkommen.

Andree (1) sagt darüber folgendes (S. 121): „Auch ganze Brustkörbe kommen vor; in Kevelaer sind sie aus Wachs und nur 5—6 cm lang zu haben, während ein bemaltes hölzernes Exemplar aus Drei-Brunnen (Trafoi) in Südtirol natürliche Grösse erreicht.“ Damit ist jedenfalls der Argumentation der Boden entzogen, dass sich der Brustkorb im Vatikan deshalb nicht als Weihgeschenk ansehen lasse, weil in der Darstellung jede Analogie mit den übrigen Weihgeschenken fehle. Die fachanatomische Bedeutung des Stückes ist fraglich. Unter der Annahme, dass ein Weihgeschenk eines Arztes vorliegt, könnte dieses Objekt sowie der Rumpf Nr. 29 von Modena beim medizinischen Studium verwendet und später (s. o) dem Heilgott durch den Arzt geweiht worden sein.

Der Marmorrumpf mit geöffneter Leibeshöhle (Vatikan) ist längst bekannt und wiederholt abgebildet worden. Die erste Abbildung findet sich in der Abhandlung von Charcot und Dechambre (11). Das Objekt hat mit den Weihgeschenkrümpfen vieles gemeinsam, weicht jedoch in einer Hinsicht bedeutend davon ab: an den Weihgeschenkrümpfen mit Eingeweidedarstellungen sind die Brust- und Baucheingeweide gewöhnlich in einem mehr weniger ovalen Feld modelliert, das vom unteren Ende des Brustbeines bis zum Nabel reicht, das also von vornherein nur zur symbolischen Darstellung der Eingeweide ausreicht. An dem Marmorrumpf zeigt dagegen die Leibesöffnung die thatsächlichen Dimensionen der Öffnung, die nötig ist, um am Menschenkörper Brust- und Baucheingeweide blosszulegen: Brust und Bauch sind vollständig offen dargestellt. Die Deutung als Weihgeschenk für dieses Objekt wird durch diese bemerkenswert abweichende Form der Darstellung (auch Stieda [l. c.] hebt hervor, dass die einzelnen Organe an diesem Stück durchwegs anders gebildet sind als bei den übrigen Weihgeschenken) nicht unmöglich. Es mag sich (und das deutet schon das Material, der Marmor, an) hier um ein kostbares Weihgeschenk gehandelt haben, für welches

nicht die gewöhnlichen Modelle, bei welchen die Eingeweide nur symbolisch angedeutet sind, als Vorbild dienten, sondern der Erzeuger die thatsächlichen Verhältnisse, mag er diese aus Abbildungen oder von einem autoptischen Befund am Tier her gekannt haben, berücksichtigt hat. Andererseits erinnert das Stück gerade durch die Darstellung der breit geöffneten Brust- und Bauchhöhle an unsere modernen, beim Laienunterricht vielfach benutzten anatomischen Phantome. Bezüglich der möglichen, fachanatomischen Bedeutung des Objektes müsste ich nur das wiederholen, was ich zusammenfassend über die beiden vorhergehenden Stücke gesagt habe.

Die Detaildarstellung der Eingeweide an dem erwähnten Stück ist wiederholt interpretiert worden, und die Ausführung der meisten Autoren, dass für die Darstellung ein geöffneter Tierleib als Vorlage gedient hat, ist vollauf berechtigt. Von dem uns interessierenden Standpunkt erscheint ein Eingehen auf diese, ausserdem wiederholt diskutierte Frage (vgl. Stieda S. 92—97) überflüssig.

Das sechste Denkmal endlich, der Marmorschädel des British Museum in London, der angeblich in der Grotte des Tiberius auf Capri gefunden worden ist, ist schon von Treu (40) bezüglich der Epoche, aus welcher er stammt, als fraglich angesehen worden. Treu (40) sagt darüber: „at postquam exemplum calvariae gypso expressum Londinioque advectum inspexi, valde dubito, num re vera ab antiquo artifice exsculpta sit: tantum ab antiquorum in calvariis fingendis imperitia negligentiaque abhorrere videtur.“

Es existiert somit aus der Zeit des Altertums keine einzige anatomische Abbildung, welche einwandfrei als fachanatomische Darstellung gedeutet werden könnte und die danach im medizinischen Unterricht eine Rolle gespielt hätte. Die Ungenauigkeit der Darstellung ist aber kaum als Argument gegen die Auffassung der Bilder als fachanatomischer vorzubringen. Die

menschlichen Eingeweide sind im anatomischen Werke des Magnus Wundt[1]) (1449—1519) nicht viel besser dargestellt als auf den etruskischen Eingeweidetafeln oder Rümpfen. Wenn wir jedoch bedenken, dass wir, freilich aus etwas späterer Zeit, medizinische Abbildungen besitzen, so ist es sicher nicht von der Hand zu weisen, dass auch anatomische Abbildungen zu medizinischen Zwecken existiert haben. Die Zergliederung menschlicher Leichen bildet die Voraussetzung für die Herstellung fachanatomischer Abbildungen. [Aristoteles[2]) verweist in seiner Tiergeschichte und anderwärts auf solche Abbildungen (*παραδείγματα*, *σχήματα*, *διαγραφή*), die aber wohl nur tierische Teile darstellten, da Aristoteles menschliche Leichen kaum zergliedert haben kann. Auch sonst sind im Altertum, abgesehen von der ersten Zeit der medizinischen Schule in Alexandrien (unter Xerophilus und Erasistratos) Zergliederungen menschlicher Kadaver nicht unternommen worden.] Die bisher bekannten Funde aber lassen keine einzige Abbildung als unbedingt dieser Kategorie angehörend erkennen, und die Entscheidung der Frage ist nur von neuen Funden zu erwarten.

Die Schlüsse, die besonders ältere Autoren aus dem Bestehen oder Fehlen solcher Bilder auf die Stufe der theoretisch-anatomischen Studien im Altertum zogen, sind sicher nicht erlaubt, da solche Studien nicht notwendigerweise an Abbildungen gebunden sind, da wir aus sicheren Quellen wissen, dass im Altertum Skelette existierten und bei medizinischen Studien verwendet wurden, und endlich die erhaltenen Schriften der Alten uns über den Stand der anatomischen und medizinischen Kenntnisse im Altertum weit besser orientieren, als es durch erhaltene Bilder geschehen könnte. Ja, selbst vorhandene Bildwerke sicher anatomischer Verwendung liessen

1) Anthropologium de hominis dignitate, natura et proprietatibus. 1501.
2) Cit. nach Choulant (l. c.)

eher etwas über die Unterrichtsmethode der Alten aussagen, jedoch nichts über ihre anatomischen Kenntnisse. Vollends die gewöhnlichen Weihgeschenke aus Terracotta sind vom Standpunkt der wissenschaftlichen Medizin von untergeordneter Bedeutung. Ebensowenig wie für den Wachszieher, Tischler oder Schmied, die heute noch in den süddeutschen Wallfahrtsorten Weihgeschenke verfertigen, anatomische Thatsachen in Betracht kommen, ebensowenig waren solche für den Erzeuger der Terrakottendonarien im Altertum massgebend. Im besten Fall mögen thatsächliche anatomische Abbildungen oder die topischen Verhältnisse des Tierleibes als Vorlage benutzt worden sein.

Figurenerklärung.

Die Masse sind in der Beschreibung angegeben. Die Abbildungen wurden nach meinen photographischen Aufnahmen genau gezeichnet.

Tafel 1/2.

Fig. 1. Weiblicher Halbkopf.
Fig. 2. Männlicher Halbkopf.
Fig. 3. Maske.
Fig. 4. Teilmaske.
Fig. 5. Ohrpaar.
Fig. 6. Rechtes Ohr.
Figg. 7, 8 u. 9. Sog. „Bubboni".
Figg. 10 u. 11. Scrota.
Figg. 12 u. 13. Mammae.
Figg. 14 u. 15. Sog. „Uteri".
Fig. 16. Linker Vorderarm mit Hand (k. Skulpturensammlung in Dresden).
Fig. 17. Linke Hand mit Opfergabe (Backwerk oder Frucht).
Fig. 18. Eingeweidetafel.

Tafel 3/4.

Figg. 1—5. Rümpfe mit bildlicher Darstellung der Eingeweide.
a (Fig. 1): ein Schmutzfleck.
Fig. 2. Profilbild des Objektes der Fig. 1.
Fig. 5. Profilbild des Objektes der Fig. 4.
Fig. 6. Rumpf mit besonderer Reliefdarstellung in der Brustregion.
Figg. 7—10. Statuenfragmente.
Fig. 8. Profilbild des Objektes der Fig. 7.
Fig. 10. Profilbild des Objektes der Fig. 9.
Fig. 11. Büste mit r. Halbkopf und Lücke für die einsteckbare rechte Hand.

Litteraturverzeichnis.

1. Andree, Votive und Weihegaben des katholischen Volkes in Süddeutschland. Braunschweig 1904.
2. Aschoff, Mitteilungen zur Geschichte der Medizin und der Naturwissenschaften. Bd. II, 1903, Nr. 1, S. 1.
3. Bazzichelli, Rapporto sopra scoperte avvenute nel territorio di Bomarzo. Notizie degli scavi 1885, S. 39.
4. Becker, Drei römische Votivhände in den Rheinlanden. 1862.
5. Blumenbach, Geschichte und Beschreibung der Knochen. Göttingen 1786.
6. — Göttinger gelehrte Anzeigen. 1823. S. 1243.
7. Borsari, Notizie degli scavi. Rom 1886. S. 38.
8. Braun, Studi anatomici degli antichi. Bull. Inst. 1844.
9. Braun, Ruinen und Museen Roms. Braunschweig 1854.
10. Bulletino della commissione arch. comm. Rom 1887, S. 166 cit. nach Stieda. 1888, S. 496.
11. Charcot und Dechambre, De quelques marbres antiques concernant des études anatomiques. Gazette hebdomadaire de médecine et de chirurgie. 1857. T. IV.
12. Choulant, Geschichte der anatomischen Abbildung. Leipzig 1852.
13. Frey, J. J., De more diis simulacra membrorum consecrandi (irrtümlich schreibt Stieda „conservandi"). Altdorf 1786.
14. Gigli, Gaetano, Due iscrizioni votive. Bulletino della commiss. arch. Rom 1896, S. 174.
15. Grivaud, De la Vincelle. Arts et métiers des anciens. Paris, 1819.
16. Helbig, Führer durch die öffentlichen Sammlungen Roms. I. Bd. 1898.
17. Helbig und Tommaso Crudeli, Scavi di civita Lavinia. Bullet. Istit. 1885, S. 145—149.
18. Kieseritzky, Scavi di civita Castellana, Bullettino dell' instit. di correspondenza arch. Rom 1880. S. 108.
19. Körte, Bezirk eines Heilgottes. Mitteilungen d. R. d. arch. Instit. Athen. Bd. XVIII, 1893.

20. Lanciani, Scoperte nell' area della città Vejo. Notizie degli scavi. Rom 1889. S. 31 u. 64.
21. Lovatelli, Di una piccola larva convivale in Bronco. Monumenti antichi. Reale Accademia dei Lincei. 1895. Vol. V.
22. Mengarelli, Nuove scorperte nella tenuta di Conca nel territorio dell' antica Satricum. Notizie degli Scavi 1898. S. 166.
23. Meyer, Votivhand von Avenches.
24. Müller, Handbuch der Archäologie der Kunst. Breslau 1848.
25. Müller-Deecke, Die Etrusker. Stuttgart, 1877.
26. Neugebauer, Über alte chirurgische und gyniatrische Instrumente, die in den Ruinen der römischen Städte Pompeji und Herculanum gefunden worden sind. Anhang: Über die Weihgeschenke in Form einzelner Körperteile, die in den Tempeln Pompejis gefunden worden sind (Russisch). Warschauer Universitäts-Nachrichten, 1884 (cit. nach Stieda).
27. Olfers, Schriften der Berliner Akademie. 1830.
28. — Über ein Grab in Kumae und die in demselben enthaltenen merkwürdigen Bildwerke mit Rücksicht auf das Vorkommen von Skeletten unter den Antiken. Mit 5 Tafeln. Berlin 1831.
29. Pasqui, Avanzi di un tempio scoperti in contrada „Celle". Notizie degli scavi, 1887, S. 92—100.
30. Perdrizet, Un sanctuaire de dieu guérisseur à Golgos. Bulletin de corresp. Hellen. Paris 1896.
31. Pezold, C. F., De membris humanis diis gentium dedicatis. (Cit. nach Rouse.)
32. Reisch, Griechische Weihgeschenke. Abhandl. d. archäol.-epigr. Seminares d. Univ. Wien. Heft VIII. 1890.
33. Rossbach, Das Dianaheiligtum in Nemi. Verhandl. der 49. Versamml. deutscher Philologen und Schulmänner in Görlitz. Leipzig 1890.
34. Rossbach, Scavi presso Nemi, Bullet. dell. Instit. di Correspond. arch. p. l' anno 1885. Rom.
35. Rouse, W. H., Denham, Greek votive offerings. Cambridge 1902.
36. Sambon, Donaria of medical interest. Brit. med. Journ. July 1895.
37. Sprengel, Geschichte der Medizin. I.
38. Stackelberg, Die Gräber der Hellenen. Berlin 1837.
39. Stieda, Anatomisch-archäologische Studien. I. II. Anatomische Hefte Bd. 15/16. 1901.
40. Treu, De ossium humanorum larvarumque apud antiquos imaginibus. Berlin, 1874.
41. Villefosse, Héron de, Le tresor d'argenterie de Bosco reale. Comptes rendus de l'Acad. des sc. Paris, 1895.
42. Welcker, Kleine Schriften III. S. 222. („Zu den Altertümern der Heilkunde bei den Griechen".)

Aus dem histologischen Institute der Wiener Universität.

DIE MORPHOGENESE UND HISTOGENESE DES ANALHÖCKERS

NEBST

BEOBACHTUNGEN ÜBER DIE ENTWICKELUNG DES SPHINCTER ANI EXTERNUS BEIM MENSCHEN.

VON

DR. WALTHER J. OTIS
AUS BOSTON.

Mit 36 Figuren auf den Tafeln 5/6—11/12.

Im Verlaufe einiger Untersuchungen über die Morphologie des Rektums bei menschlichen Embryonen wurde meine Aufmerksamkeit auf die ringförmige Prominenz des Integuments gelenkt, welche die Analöffnung während einer bestimmten Periode der embryonalen Entwickelung umgiebt. Bei Embryonen vom dritten und vierten Monate besteht diese Prominenz aus einer umschriebenen Verdickung der Epidermis um den Anus herum und bildet einen geschlossenen epidermalen Wall, der in seinem Aufbau und in seiner Struktur eine auffallende Ähnlichkeit mit dem Lippenwulste neugeborener Kinder, wie er von Klein (17) und Neustätter (27) beschrieben worden ist, besitzt. Das Studium der Entwickelung dieser Prominenz zeigt nun, dass diese eigentlich die letzte Entwickelungsphase des Analhöckers von Reichel darstellt, welcher Analhöcker nach meiner Erfahrung ein konstantes und wichtiges Merkmal in der Entwickelung menschlicher Embryonen ist.

Das Auftreten einer umschriebenen Erhebung des Integuments in der postkloakalen oder Analgegend, die verschiedene Namen erhielt (Perinealfalten, repli postanal, bourrelet anal, postanaler Wulst, Analhöcker) wird wohl in den Spezialabhandlungen von Keibel (16), Herzog (11), von Mihalkovics (22), Nagel (23, 24), Rathke (30), Reichel (31—33), Retterer (34) und Tourneux (41) erwähnt und beschrieben, aber es wird derselben, mit Ausnahme von Rathke und Reichel,

keine besondere Bedeutung beigelegt. Reichel haben wir die erste eingehendere Mitteilung über den Analhöcker, sowie über dessen Rolle bei der Bildung des definitiven Perineums zu verdanken. Da nun die Ansichten Reichels nicht zur allgemeinen Annahme gelangten und das Bestehen eines Analhöckers, wie dieser Autor denselben beschrieb, geleugnet wurde, so sah ich mich veranlasst, seine Untersuchungen über den Gegenstand zu wiederholen. Als Ergebnis dieser meiner Nachprüfung ergab sich zunächst eine vollständige Bestätigung der Ansichten Reichels und gleichzeitig wurde ich durch meine Untersuchungen in die Lage versetzt, verschiedene Einzelheiten, auf welche Reichel nicht weiter einging, beizubringen.

Diese Untersuchungen wurden mit gütiger Erlaubnis der Herren Hofrat von Ebner und Prof. Schaffer, die mir dabei auch ihre wertvolle Unterstützung zu teil werden liessen, im histologischen Laboratorium der Wiener Universität ausgeführt. Ich fühle mich insbesondere Herrn Prof. Schaffer dafür zu Dank verpflichtet, dass er meine Aufmerksamkeit auf diesen Gegenstand lenkte und mir freundlichst seine Sammlung menschlicher Embryonen zur Verfügung stellte, von denen die beiliegenden Abbildungen zum grössten Teile herstammen. Ferner verdanke ich Herrn Hofrat Zuckerkandl die Erlaubnis zur Benützung der Serienschnitte menschlicher Embryonen des ersten anatomischen Instituts, Herrn Professor H. Rabl die des 19 mm langen Embryos, Herrn Professor Tandler die des 23 mm langen Embryos und Herrn Professor Peters die des Embryos von 17,5 mm Länge und seiner übrigen Serienschnitte. Allen diesen Herrn sei an dieser Stelle hierfür mein wärmster Dank zum Ausdrucke gebracht.

Die Morphogenese des Analhöckers.

Die Entwickelungsgeschichte des Analhöckers ist an die des Genitalhöckers gebunden und fallen die hauptsächlichen

Vorgänge zwischen die fünfte Woche und den fünften Monat des Intrauterinlebens. Die äusserlichen Merkmale der frühen Entwickelungsstadien desselben sind viel zu klein, als dass man sie ohne Zuhilfenahme einer Linse erkennen könnte, aber vom Ende der zehnten Woche an, zu welcher Zeit der Höcker seine definitive Gestalt erlangt hat, kann man dieselben auch schon mit unbewaffnetem Auge wahrnehmen. Verfolgt man die Morphogenese des Analhöckers im Verlaufe der aufeinanderfolgenden embryonalen Entwickelungsperioden, so sieht man, dass seine definitive Gestalt aus dem — anfänglich hinter, später vor dem Proktodeum — erfolgenden Zusammenwachsen zweier ursprünglich seitlicher Erhebungen hervorgeht. Man kann weiters beobachten, dass das Wachstum des Analhöckers durch eine Reihe von Formveränderungen charakterisiert ist, die es ermöglichen, folgende vier Stadien dieses Prozesses zu unterscheiden: 1. Das Höcker-Stadium, 2. das Mondsichel-Stadium, 3. das Hufeisen-Stadium und 4. das Ring-Stadium

1. Das Höckerstadium.

Embryonen von 12—24 mm Länge[1]).

Embryo von 13 mm Länge, Taf. 5/6, Fig. 1a, 1b.

Dieser Embryo war maceriert und ganz seines Ektoderms entblösst, ein Umstand, der ihn jedoch für morphologische Zwecke nicht unbedingt entwertete. Ein Vergleich mit Serienschnitten von Embryonen desselben Alters ergiebt, dass der Verlust des Ektoderms das Aussehen der Analhöckerchen nicht wesentlich verändert. Dies gilt jedoch nicht in gleicher Weise für den Genitalhöcker, wo das Ektoderm in der Mittellinie der ventralen Oberfläche unmittelbar übergeht in die Epithelzellen, welche die mediane, vertikale Kloakenplatte darstellen und von den Zellen des Ektoderms nicht unterschieden werden können.

1) In allen Fällen wird die grösste Länge angegeben.

Die mediane Längsöffnung an der ventralen Fläche des Genitalhöckers (Fig. 1b, lo) ist durch eine Zerbröckelung dieser Kloakenplatte entstanden und stellt nicht eine Kloakenöffnung dar.

Eine solche ist beim menschlichen Embryo niemals vorhanden.

In Fig. 1a sieht man das Schwanzende dieses Embryos nach Entfernung der rechten unteren Extremität, die mehr oder weniger die Seitenansicht des Genital- und des Analhöckers verdecken würde. Der noch kleine Genitalhöcker GE, dem das Ektoderm fehlt, misst in der Länge 0,8 mm. Der Schwanz endet in einen dorsal gekrümmten zarten Faden Cf und scheint seine grösste Entwickelung als freier Anhang erreicht zu haben. An der Basis der ventralen Seite des Genitalhöckers erscheint eine kleine Erhabenheit des Mesoderms, welche den Analhöcker AE, von der Seite gesehen, darstellt. Man kann bemerken, dass der Genitalhöcker zusammen mit dem Analhöcker beinahe den ganzen Raum zwischen Nabel und Schwanz an der ventralen Fläche des Embryos ausfüllt. Hinter dem Analhöcker bleibt nur eine kurze Strecke der Körperdecke, welche mit der gegenüberliegenden Fläche des Schwanzes eine schmale transversale Vertiefung oder einen Recessus PR, (Dépression souscaudale du intégument externe, Tourneux) bildet, welchen ich Recessus praecaudalis nennen werde. Trägt man den Schwanz, der die ventrale Seite des Analhöckers verdeckt, ab, so sieht man, dass dieser aus einem Paar kleiner oberflächlicher Erhabenheiten oder Höckerchen (Fig. 1b, AE.) besteht, deren laterale Teile höher und deutlicher ausgeprägt sind, als die medialen Teile, und die symmetrisch zu beiden Seiten einer seichten medianen Einsenkung gelagert sind. Dorsalwärts grenzen diese Höckerchen an den Recessus praecaudalis, ventralwärts an die lateroventralen Teile des Genitalhöckers.

Embryo von 19 mm, Tafel 5/6, Fig. 2a, 2b.

Bei diesem Embryo haben zwei wichtige Vorgänge embryonaler Entwickelung stattgefunden, nämlich die Bildung des primitiven Perineums und das Auftreten der Fissura ani transversa. Die Fissura ani FA ist eine Einwärtsfaltung des Ektoderms zwischen dem schnell wachsenden Genitalhöcker und dem langsam wachsenden Analhöcker, die an der Oberfläche des Embryos gleichzeitig mit dem perinealen Septum zum Vorschein kommt (vergl. den Embryo von 17,5 mm, Fig. 3). Von der Oberfläche betrachtet, erscheint die Fissur als eine schmale transversale Furche von beiläufig 1 mm Länge, bei welcher die lateralen Anteile tiefer sind, als die medianen, die sich quer über das dorsale Ende der medianen Kloakenfurche CF, erstreckt. Die Analhöckerchen liegen jetzt zwischen den zwei transversalen Furchen der Fissura ani FA, vorne, und dem Recessus praecaudalis PR, hinten, deren ektodermale Flächen dicht aneinander stossen. Medianwärts sind die Höckerchen durch eine leichte Vertiefung in dem Integument voneinander getrennt. An der ventralen Fläche des Genitalhöckers GE, der nun beiläufig eine Länge von 1,1 mm besitzt, sieht man die longitudinale Kloakenfurche CF (Reichels Dammfurche), die sich als eine leichte mediane Vertiefung quer über das primitive Perineum fortsetzt, und in welcher die Mündung des Sinus urogenitalis UC liegt. Der Schwanz ragt weniger als bei dem früher beschriebenen Embryo vor, aber er ist noch immer genug nach vorne gebogen, um teilweise die Analhöckerchen zu verdecken.

Embryo von 21 mm, Taf. 5/6, Fig. 4.

Sobald der Embryo in die Länge wächst und die Entfernung des Schwanzes vom Genitalhöcker zunimmt, kann man bemerken, dass der Recessus praecaudalis, dessen Ektodermflächen nur angelagert waren, allmählich vom Analhöcker zurückweicht und

bald ganz und gar zu verschwinden scheint; und man kann weiter bemerken, dass die Fissura ani, welche zwischen Genital- und Analhöcker eingebettet ist, mit der fortschreitenden Entwickelung des Analhöckers immer mehr und mehr zum Vorschein kommt. Die Fissura ani besteht, so weit ich sehe, aus zwei Anteilen, von denen der eine tief und geschlossen, der andere, der hauptsächlich zum Wachstum des Analhöckers in Beziehung steht, seicht und offen ist.

Wie sich bei Betrachtung der Zeichnung ergiebt, sind die Analhöckerchen AE jetzt etwas grösser und ihre medialen Portionen haben eine mehr dorsale Lage, wodurch die Tiefe des offenen Anteiles der Fissura ani FA, sowie deren Weite in sagittaler Richtung zunimmt. Der Genitalhöcker GE ist länger (1,3 mm) geworden, desgleichen die Urogenitalfurche CF (die ventrale Portion der Kloakenfurche) an ihrer ventralen Fläche. Die Lippen der letzteren bilden die Genitalfalten GF, während die Öffnung des Sinus urogenitalis sich zur Urogenitalspalte UC verlängert. An dem ventralen Ende der Urogenitalfurche, nahe der Spitze des Genitalhöckers, wird ein kleines Ektodermknöpfchen ET bemerkbar, welches das periphere oder weiterwachsende Ende der Urogenitalplatte darstellt. An der Oberfläche des Embryos, entlang den seitlichen Teilen des Genitalhöckers, sind zwei längliche, wulstige Erhabenheiten der Körperdecke, die Geschlechtswülste GL, zum Vorschein gekommen.

Embryo von 21 mm, Taf. 5/6, Fig. 5.

In Fig. 5 sieht man das Schwanzende eines anderen Embryos von derselben grössten Länge, dessen äusseres Genitale und Analhöckerchen in Bezug auf Form und Anordnung von dem soeben beschriebenen einigermassen abweichen, und der augenscheinlich im Wachstum etwas weiter vorgeschritten ist. Der Genitalhöcker mit seiner Urogenitalfurche CF ist länger (1,5 mm)

und an seinem freien Ende abgerundet, wodurch die spätere indifferente Glans G angedeutet erscheint. Die medianen Teile der Analhöckerchen AE stehen ein bischen weiter dorsalwärts und die lateralen Teile ein wenig weiter ventralwärts, so dass die Fissura ani FA in transversaler Richtung in ihrer Längenausdehnung verkürzt erscheint, während sie in sagittaler Richtung in ihrer Weite zugenommen hat. Der Schwanz als ein freies Anhängsel und der Recessus praecaudalis als eine Vertiefung der Oberfläche sind im Verschwinden begriffen.

Embryo T, 23 mm ♂, Taf. 5/6, Fig. 6.

Dieser Embryo war, wie man aus den Schnittserien ersehen konnte, männlichen Geschlechts, wiewohl derselbe, soweit das äussere Aussehen in Betracht kommt, einem sexuell indifferenten Stadium anzugehören schien. Der Genitalhöcker misst 1,7 mm in der Länge, und das üppig wuchernde Ektoderm in der Nähe seiner Kuppe hat sich zu einer deutlich wahrnehmbaren Quaste verlängert. Eine weitere Spaltung der Urogenitalplatte hat zu einer Verlängerung der vertikalen Urogenitalspalte geführt. Die Analhöckerchen AE haben an Grösse zugenommen, aber ihre medialen Enden sind noch durch eine beträchtliche mediane Vertiefung voneinander getrennt. Die Hautdecke zwischen dem Anal- und dem Steissbeinhöcker T bildet jetzt eine ebene Fläche.

Vergleicht man diesen Embryo mit dem zuerst beschriebenen (Fig. 1a), so bemerkt man, dass bei letzterem die Grundfläche des Analhöckers parallel zur Längsachse des Genitalhöckers steht, während bei diesem Embryo, da die beiden Höckeranlagen durch die Fissura ani voneinander getrennt sind, die Ebene des Analhöckers senkrecht zur Achse des Genitalhöckers steht; oder mit anderen Worten: die Ebene des Analhöckers hat sich in kaudaler Richtung um die Basis des Genital-

höckers als Fixpunkt um einen Winkel von 90° gedreht. Diese Veränderung ist das natürliche Ergebnis der stetigen Volumzunahme des Beckengürtels und dessen Muskulatur, und dieser wird auch das Verschwinden des embryonalen Schwanzes zugeschrieben, wiewohl nach Keibel auch bis zu einem gewissen Grade eine regressive Metamorphose im Schwanze selbst stattfindet.

2. Mondsichel-Stadium.

Embryonen von 25 mm bis 30 mm.

Embryo von 26 mm, Taf. 5/6, Fig. 7.

Dieser Embryo ist einer von den beiden Embryonen der Sammlung Professor Schaffers, bei dem der Analhöcker das mondsichelförmige Entwickelungsstadium zeigt. In diesem Stadium haben sich, wie Fig. 7 zeigt, die medialen Teile der Analhöckerchen einander ganz genähert und in der Mittellinie vereinigt, und bilden so eine mondsichelförmige Erhabenheit AE, in deren Konkavität der oberflächliche, offene Anteil der Fissura ani oder das Proktodäum P gelagert ist. Die spitzen Enden der Sichel, die nun die ventralen Enden des Analhöckers bilden, sind ventralwärts gegen die lateralen Teile des Perinealseptums gerichtet. Die Fissura ani ist jetzt durch das Wachstum des Analhöckers sowohl nach der dorsalen, wie nach der ventralen Richtung aus einer transversalen Fissur in eine sozusagen trichterförmige Vertiefung umgewandelt. In dieser Vertiefung kommen das primitive Perineum PP, die Mündung des Sinus urogenitalis UC und das Endstück des Rektums zu liegen.

Der Genitalhöcker hat an Länge (1,7 mm) gegen den vorhergehenden Embryo nicht zugenommen, aber die indifferente Glans G ist weiter entwickelt. Ein Schwanzanhang und ein sehr seichter Recessus praecaudalis sind noch immer wahrnehmbar.

3. Hufeisen-Stadium.

Embryonen von 31 mm bis 40 mm.

Embryo von 31 mm ♂, Alter 9 Wochen, Taf. 5/6, Fig. 8.

Die Massenzunahme des Körpers, sowie das Wachstum der unteren Extremitäten und der Glutealregion haben zu einer Streckung der jüngeren Embryonen eigentümlichen, nach vorne gerichteten Krümmung des Schwanzendes geführt. Der Steisshöcker CE befindet sich jetzt mehr dorsal gelagert und die Ebene des Analhöckers AE ist mehr in die Querebene des Körpers gerückt, so dass sie mit der Ebene des primitiven Perineums PP einen stumpfen Winkel bildet. Die Verlagerung der Ebene des Analhöckers bringt das primitive Perineum deutlich aus der Vertiefung des Proktodeums in eine mehr oberflächliche Lage, wo man es als ein Septum von 0,25 mm Dicke zwischen dem Sinus urogenitalis und dem Rektum sehen kann. Überall in der Mittellinie des primitiven Perineums kann man die dorsale Portion der Kloaken- oder Reichelschen „Perineal"-furche sehen. Beim Übergange vom Mondsichel- zum Hufeisenstadium sind die ventralen Enden des Analhöckers ventral-medianwärts rings um das Proktodeum soweit wie die „Perineal"furche gewachsen und haben den oberflächlichen Anteil des Proktodeums in einen dorso-ventralen Schlitz P verwandelt, dessen Höhlung ventralwärts mit der Perineal(Kloaken)-furche in Kontinuität steht.

In diesem Entwickelungsstadium des Analhöckers beginnt sich die geschlechtliche Differenzierung der äusseren Genitalien bemerkbar zu machen: Die erste Abweichung von der beiden Geschlechtern gemeinsamen Form tritt in der Verteilung und Lagerung der kaudalen Enden der Genitalwülste in Erscheinung. Hier in unserem Falle sind die kaudalen Enden der Genitalwülste GL gegen die Medianlinie gerichtet und verlaufen in die dorsalen Enden der Genitalfalten GF, ein Charakteristikum

männlicher Embryonen. Die Penisanlage ist nicht so lang (1,6 mm) wie der Genitalhöcker der beiden vorigen Embryonen, aber die Glans G ist jetzt deutlich vom Penisschafte abgesetzt zu unterscheiden.

Embryo von 39 mm, ♀, Taf. 5/6, Fig. 9.

Das Unterscheidungsmerkmal, welches das Geschlecht dieses Embryos als weibliches bestimmen lässt, ist die dorsale Lage und Richtung der kaudalen Enden der Genitalwülste GL, die nicht in die Genitalfalten GF verlaufen, sondern durch deutliche Furchen von diesen getrennt werden. Der Analhöcker AE bildet jetzt einen unvollkommenen Ring um den oberflächlichen Teil des Proktodeums oder primitiven Anus, pa. Das Perinealseptum PP hat an Dicke bis zu 0,4 mm zugenommen und der perineale Teil der Kloakenfurche (PP weist darauf hin) hat sich durch das Vorwärtswachsen der medialen Teile der ventralen Enden des Analhöckers, die nun mit den dorsalen Enden der Genitalfalten eine Kontinuität bilden, vertieft. Die Ausbreitung des Analhöckers auf und über das Perinealseptum trägt natürlich ebensoviel zur Tiefenentwickelung des Körpers des primitiven Perineums bei.

Die Klitorisanlage mit einer deutlich ausgesprochenen Glans G, misst 2,0 mm in der Länge. Die Urogenitalspalte UC ist jetzt eine verhältnismässig grosse Öffnung, entspricht jedoch nicht der Urogenitalplatte in ihrer ganzen Ausdehnung, da das ventrale Stück dieser Platte, das sich ventralwärts bis zum Epithelhörnchen ET fortsetzt, noch geschlossen ist.

4. Ring-Stadium, 10. Woche bis 5. Monat.

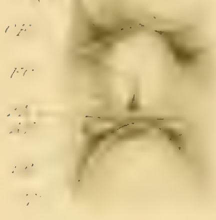
Embryo von 46 mm, ♂, Taf. 5/6, Fig. 10.

Der definitive Anus und das definitive Perineum sind jetzt schon vollkommen entwickelt. Der Analhöcker AE, bildet eine


Fig. 1a.
GE


Fig. 1b
GE


Fig. 2a.
GE






ET






Fig. 7

Fig 9





Fig 10

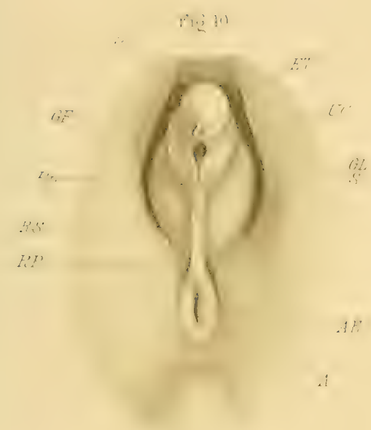


Fig 12.



Fig 11



Fig 13



Lith. u. Druck d. kgl. Univers-Druckerei v. H. Stürtz Würzburg

kontinuierliche ringförmige Erhebung des Integumentes, welche unmittelbar die Analöffnung A umgibt: letztere ist entsprechend der Form des Analhöckers in dorsoventraler Richtung in die Länge gezogen. Beim Übergange des Hufeisenstadiums in das Ringstadium sind die ventralen und die perinealen Anteile des Analhöckers in Berührung gekommen und in der Mittellinie zusammengewachsen. Hierdurch gelangten der ventrale Einschnitt im primitiven Anus und die Kloakenfurche des primitiven Perineums zur Obliteration. Ihre Vereinigungsstelle wird aber durch eine ausgesprochene mediane Raphe RP, welche der Raphe perinei des Erwachsenen entspricht, gekennzeichnet. Aus dieser Verwachsung der perinealen Anteile des Analhöckers in der Medianlinie ergiebt sich eine beträchtliche Tiefenzunahme des Perineums; denn bis zu dieser Entwickelungsperiode ist der Analhöcker der Hauptsache nach ein lokalisiert lebhaft wachsendes Mesodermgebilde, verbunden mit einer gesteigerten Proliferation der dasselbe bedeckenden Epidermiszellen. Mit der Ausbildung des definitiven Perineums verliert sich allmählich die Vorwölbung des Mesodermanteiles des Analhöckers, indem das Mesoderm in dessen Umgebung zu dem gleichen Niveau emporwächst; die verdickte Epidermis jedoch, persistiert als ringförmiger Analhöcker und als epidermaler Anteil der Raphe perinei, welche beide Gebilde, wie man aus der Abbildung ersieht, einen ausgesprochenen Epithelcharakter besitzen.

Was das äussere Genitale betrifft, so hat die Penisanlage beträchtlich an Grösse zugenommen; sie misst jetzt 2,5 mm in der Länge. Die Genitalwülste (Anlage des Scrotums) und die dorsalen Teile der Genitalfalten sind in der Mittellinie zusammengewachsen und haben den angrenzenden Teil der Urogenitalspalte zum Verschluss gebracht, wobei die Verwachsung der ersteren zur Bildung des Scrotums S, die Vereinigung der letzteren zur Umwandlung des Ektodermteiles des Sinus urogenitalis in den Urethralkanal führte. Eine deutlich ausgesprochene mediane

Raphe, welche die Raphe scroti RS und die Raphe penis Rp. des Erwachsenen darstellt, kennzeichnet die Verwachsungsstelle der Genitalwülste und der Genitalfalten, welche Raphe gleichwie der ringförmige Analhöcker und die Raphe perinei epithelialen Charakters sind und in gleicher Weise durch eine lokalisierte Wachstumstätigkeit des Mesoderms bedingt sind. Die Raphe penis entsteht natürlich aus dem Zusammenwachsen der Genitalfalten GF, aber die Raphe scroti verdankt, wie man bemerkt, der kombinierten Verwachsung der Genitalwülste und der dorsalen Enden der Genitalfalten ihre Entstehung. Während die Öffnung des Sinus urogenitalis, UC sich rückwärts schliesst, öffnet sich die Urogenitalplatte weiter nach vorne, so dass die Öffnung des Sinus sich jetzt knapp an der Glans, G befindet.

Embryo von 58 mm, ♂, Taf. 5/6, Fig. 11.

Ein deutlich ausgeprägter, ringförmiger Analhöcker AE, weniger hoch als bei dem vorherbeschriebenen Embryo, umgiebt die lange schlitzähnliche Anusöffnung A. Vom Vorderteile des Höckers läuft eine gut bemerkbare Raphe über die Mittellinie des Perineums, des Scrotums und des Penisschaftes bis hinauf zur Mündung des Sinus urogenitalis UC, die jetzt an der unteren Fläche der Glans G liegt. Rings um die Basis der Glans kann man die jetzt auftauchende Präputialfalte PF sehen.

Embryo von 62 mm, ♀, Taf. 5/6, Fig. 12.

Der offene Anus dieses Embryos wird von einem breiten aber niedrigen, ringförmigen Analhöcker AE umgeben. Das Perinealseptum hat eine Dicke von 15 mm. Längs der ganzen Mittellinie des Perineums vom Anus bis zur Urogenitalspalte reichend, kann man den Epidermisanteil der Raphe perinei RP, welche beim weiblichen Geschlechte nie so ausgesprochen ist, wie beim männlichen, verfolgen. Der Grund hierfür ist wahrscheinlich

darin gelegen, dass in der Perinealgegend des weiblichen Embryos das Mesodermwachstum eine geringere Aktivität besitzt als beim männlichen, indem bei letzterem die Bildung des definitiven Perineums gleichzeitig mit der Verwachsung der Genitalwülste und der Genitalfalten bei der Bildung des Scrotums und der Urethralspalte erfolgt. Die Klitorisanlage misst 2,5 mm in der Länge. An der Basis der Glans G kann man den Beginn der Bildung der Präputialfalte PF beobachten. Die Urogenitalspalte UC oder die Ektodermportion des Sinus urogenitalis ist an der unteren Fläche der Glans noch offen, das Endstück der Urogenitalplatte, welches auf der ventralen Seite der Glans liegt, ist noch geschlossen. Da die ventrale Ansicht der Klitorisanlage gegeben ist, kann die Urogenitalspalte nicht ihrer ganzen Ausdehnung nach gesehen werden, auch zeigt die Zeichnung nicht, dass das ventrale Ende der Spalte ausgerundet und weiter ist als das dorsale.

Embryo von 82 mm, ♀, Taf. 5/6, Fig. 13.

Der deutlich ausgesprochene Analhöcker der früheren Entwickelungsstadien ist jetzt als ein embryonales Merkmal im Verschwinden begriffen. Der Anus dieses Embryos ist von einer Fülle, ja sogar von einer Überfülle des zirkumanalen Integumentes, an welchem die verdickte Epidermis des Ringstadiums einen Hauptanteil hat, umgeben. Die anale Fläche des Höckers beginnt sich in longitudinale Falten zu legen. Das Perinealseptum ist 1,8 mm dick geworden. Längs der Mittellinie des Perineums kann man eine schwache Andeutung der Raphe Perinei RP sehen. Die Genitalwülste GL und die Genitalfalten GF, — die Anlagen der grossen, resp. der kleinen Schamlippen — zusammen mit dem Ektodermteil des Sinus urogenitalis UC (Urogenitalspalte), die Anlage des Vestibulum vaginae, nähern sich den endgültigen Verhältnissen. Die Präputialfalte PF sitzt jetzt ziemlich weit auf der Glans G. Die inneren Anteile

der ventralen Enden der Genitalfalten, welche den Rand der abgerundeten ventralen Enden der Urogenitalspalte bilden, sind höher geworden und haben sich seitwärts gefaltet und bilden so die Anlage des Frenulum clitoridis fc, die äusseren Anteile der ventralen Enden der Genitalfalten verschmelzen allmählich mit der Präputialfalte zu einer fortlaufenden kontinuierlichen Falte.

Die Histogenese des Analhöckers.

Embryo KS. 12,5 mm (I. Anatom. Institut.) Querschnittserie (Paraffin), Dicke der Schnitte 15 μ. Tafel 7/8, Fig. 14.

Dieser Embryo ist der jüngste, an dem ich die Histogenese des Analhöckers studieren konnte. In den Schnitten 579 bis 589 sieht man den Analhöcker in seinem ersten oder Höckerstadium gut entwickelt. Fig. 14 zeigt die Analhöckerchen AE im Querschnitt, ferner das vertebrale Stück des Schwanzes und das einwärts geschlagene Ektoderm des Recessus praecaudalis PR, (Epithelleiste, Keibel), wie sie auf Schnitt Nr. 583 erscheinen. Die Schnittebene ist nicht ganz senkrecht zur medianen Sagittalebene und die Gebilde auf beiden Seiten der Medianlinie sind nicht in derselben Höhe getroffen, worunter die Symmetrie der beiden Seiten des Schnittes leidet. Wegen der Krümmung des Schwanzendes des Embryos sind die Schnitte durch diese Gegend tangential und Rückenmark und Wirbelsäule erscheinen zweimal in jedem Schnitte. In der Steiss- oder Schwanzgegend ist die myomere Struktur noch wahrnehmbar. Die Wirbelsäule ist schief durchschnitten, so dass zwei Intervertebralscheiben id, soweit ich bestimmen kann, die dritte und die vierte vom Schwanzende der Wirbelsäule gerechnet, blossgelegt werden;

zwischen diesen Intervertebralscheiben kann man auf der linken Seite, eine sehr kleine intersegmentale Arterie isa bemerken. Zwischen dem dorsalen Ende des linken coccygealen Myotomes cm und dem Rückenmark M befindet sich eine Gruppe von Ganglienzellen sg welche dem vorletzten Paare der rudimentären Spinalganglien angehören, während das Ganglion der anderen (rechten) Seite im folgenden Schnitte zum Vorschein kommt. Die coccygealen Myotome enthalten ein gefässreiches Mesenchym und sind ganz in myogenes Gewebe umgewandelt.

Der erste Schnitt, auf welchem die Höckerchen zum Vorschein kommen, ist drei Schnitte dorsalwärts vom dorsalen Ende der Kloakenplatte, im gleichen Niveau mit dem Dorsalende der Kloakenfurche; das linke Höckerchen ist in den ersten acht, das letzte Höckerchen in den letzten neun, von den früher erwähnten elf Schnitten sichtbar. Wie Fig. 14 zeigt, bestehen die Höckerschen AE aus soliden Mesodermhügelchen und aus einer diese bedeckenden Verdickung des Ektoderms. Das Mesenchym, welches die Substanz der Höckerchen bildet ist dunkel gefärbt wegen der dichtgedrängten Kerne und spärlichen Intercellularsubstanz. Die Zellen dieses Mesenchyms sind dicht zusammengedrängt und länglich; sie sind mit ihrem Längsdurchmesser gegen die Ektodermoberfläche gerichtet und ihre Kerne sind gleichfalls länglich und intensiv gefärbt. Im Mesenchym verstreut finden sich zahlreiche Zellen in Mitose, ein Zeichen lebhafter Zellvermehrung. Eine genauere Untersuchung des dichtgedrängten Mesenchyms der Höckerchen ergiebt den Beginn des Auftretens eines feinen Gefässnetzes in demselben und zeigt auch, dass dieses Mesenchym SA sich durch die Anordnung und den Charakter seiner Zellen ganz scharf von dem benachbarten Mesenchym absondert, so dass man an eine Muskelanlage denken muss, was auch, wie der spätere Entwickelungsgang zeigt, wirklich der Fall ist. Es ist dies nämlich die Anlage des S p h i n c t e r a n i e x t e r n u s. Dieser Muskel ist, wie

Schultze (39) hervorhebt, nicht myomeren Urprunges, sondern differenziert sich aus dem Mesenchym der Somatopleura. Diesbezüglich ist es interessant zu bemerken, dass das dichtgruppierte Mesenchym PCC welches den Raum zwischen dem lateralen Anteil der Höckerchen und einem Geflecht kleiner Nervenfasern snp welche von den unteren Zweigen des Sakralplexus abgehen, ausfüllt, eine andere Muskelanlage darstellt, welche in kraniokaudaler Richtung sich über die oberen und unteren Grenzen der Sphinkteranlage erstreckt, nämlich die Anlage des M. pubococcygeus.

Das Ektoderm des Integuments besteht bekanntlich im allgemeinen aus zwei Reihen von Epithelzellen, deren äussere eine deutlich ausgesprochene Epitrichialschicht bildet. Das die Höckerchen bedeckende Ektoderm, in welchem hier und da Mitosen zu sehen sind, ist schräg durch den Schnitt getroffen und es ist unmöglich anzugeben, ob dessen zur Ansicht kommende Dicke dessen wirkliche Dicke ist; die Zellen der basalen Schichten sind beträchtlich verlängnert und ihre Kerne liegen im distalen Teil der Zellen.

Embryo S 2. 14,5 mm (I. Anatom. Institut), Querschnittserie (Paraffin); Dicke der Schnitte 15 μ. Taf. 7/8, Fig. 15.

Den Analhöcker dieses Embryos sieht man in den Schnitten Nr. 701—708, gerade dorsal vom dorsalen Ende der Kloakenplatte auf beiden Seiten des Dorsalendes der Kloakenfurche; das linke Höckerchen erscheint in den ersten fünf, das rechte in den letzten fünf von den erwähnten acht Schnitten. In der Schwanzgegend sind die Schnitte der Serie tangential und haben die Höckerchen und den Schwanz in einer sowohl zur Frontal- wie zur Medianebene schrägen Richtung getroffen. In Fig. 15 ist der Analhöcker AE der Schwanz T, und das

schief durchschnittene Ektoderm des Recessus praecaudalis dargestellt, wie man sie auf Schnitt Nr. 704 zu sehen bekommt. Das scheinbare Vorragen der Höckerchen und die Dickenzunahme des Ektoderms bis zu mehreren Schichten von Epithelzellen ist zum Teil auf die schräge Schnittrichtung zurückzuführen. Im Mesodermanteil der Höckerchen haben sich die Grenzen der dichteren Mesenchymanhäufung SA weiter ausgedehnt und sind jetzt von dem darunter liegenden Mesenchym deutlich abgesondert. Innerhalb des ganzen verdichteten Mesenchyms sind zahlreiche Mitosen verstreut.

Die Differenzierung des M. pubococcygeus PCC hat weitere Fortschritte gemacht, die Anlage desselben lässt sich ventrokranialwärts um eine beträchtliche Entfernung über das Niveau des abgebildeten Schnittes hinaus verfolgen. Im Schnitt Nr. 714 lässt sich der Verlauf des kaudalen Stückes dieser Muskelanlage seiner ganzen Länge nach vom Mesenchym der nicht vertebralen Portion des Schwanzes auf beiden Seiten des Rückenmarkes quer aufwärts und vorwärts durch die Seitenteile der Schwanzwurzel in den Körper des Embryos verfolgen. Hier ist die Pubococcygeusanlage in enger Berührung mit dem ventralen Teile des vierten Sakralnerven, von welcher Stelle ein kurzer Ast abgeht, der in die Substanz der Anlage eindringt.

Nachdem sie weiter lateralwärts fortschreitet, krümmt sich die Anlage vorwärts in ventro-cranialer Körperrichtung und erscheint in der Figur im Querschnitte zwischen den lateralen Anteilen der Höckerchen und den unterem Rande des Stammes des Nervus pudendus PN. Dieser Muskel ist, wie der Sphincter ani externus, und wie, nach Angaben Koellikers und Schultzes der Levator ani, nicht myomeren Ursprunges, sondern er differenziert sich aus dem Mesenchym des nicht vertebralen Teiles des Schwanzes.

Embryo von 15 mm (Prof. Schaffer). Nacken-Steisslänge 13,5 mm. Zwischen Fig. 17 und 18 His' Normentafel. Querschnittserie (Paraffin). Dicke der Schnitte 15 μ. Tafel 7/8, Fig. 16—22.

Der Analhöcker dieses Embryos wird in den Serienschnitten sichtbar, die ein wenig ventral von dem Dorsalende der Kloakenplatte und der Kloakenfurche, von denen erstere in Schnitt Nr. 657, letztere in Schnitt 660 endet, liegen. Die ventralen und dorsalen Grenzen des rechten Höckerchens sieht man in den Schnitten 655 und 664, die des linken Höckerchens in den Schnitten 657 und 666. Fig. 16 zeigt im Frontalschnitte den Analhöcker AE und nur einen kleinen Teil der ventralen Schwanzfläche T, wie man sie auf Schnitt 662 zu Gesicht bekommt, und zwischen diesen beiden die schräg durchschnittene Ektodermauskleidung des Recessus praecaudalis PR. Das Ektoderm der allgemeinen Körperdecke dieses Embryos besteht aus zwei Zellreihen, deren äussere eine deutlich ausgesprochene epitrichiale Schicht ist. In der Gegend des Analhöckers werden die basalen Zellen des Ektoderms schlanker und nehmen cylindrische Formen an, deren Kerne im distalen Teile der Zellen liegen; stellenweise beginnt eine dritte Zellreihe zum Vorschein zu kommen. Das die Höckerchen bedeckende Ektoderm ist im Schnitt schräg getroffen, so dass sich dessen wirkliche Dicke nicht bestimmen lässt, doch besteht es deutlich aus mehreren Zellreihen.

In dem Mesodermanteile der Höckerchen sind die aneinander grenzenden Teile des Sphincter externus SA und der Pubococcygeusanlage PCC miteinander verschmolzen, und erscheinen als eine einzige Masse verdichteten Mesenchyms, in welchem man zahlreiche Mitosen wahrnehmen kann.

Die vermehrte Färbbarkeit des Protoplasmas dieser Mesenchymzellen mit Eosin, welche in der Pubococcygeusanlage be-

besonders bemerkbar ist, verleiht der Masse ihre scharfe Abgrenzung. Die mehr oberflächlichen Zellen der Anlage des Sphincter externus erscheinen dicht aneinander gepresst in länglichen Formen, mit ihrem Längsdurchmesser gegen die Ektodermoberfläche gerichtet; die tieferen Zellen mit grossen runden Kernen liegen nicht so dicht aneinander und erscheinen mehr in einer parallel zur Oberfläche verlaufenden Reihe angeordnet.

Der Nervus pudendus wird von zwei Wurzeln gebildet, die von den ventralen Ästen des dritten und vierten Sakralnerven abgegeben werden. Auf der linken Seite des abgebildeten Schnittes ist der Nervenstamm des N. pudendus nahe an der Pubococcygeusanlage gerade am Rande der Zeichnung. Auf der rechten Seite hat der Schnitt die beiden Wurzeln des Nervus pudendus getroffen; der in der Figur dargestellte Nerv PN ist die Wurzel, die aus dem vierten Sakralnerven stammt. Die Verteilung des Nervus pudendus erfolgt in den latero-ventralen Partien der Basis des Genitalhöckers.

Mit diesem Embryo wurde die Histogenese des Analhöckers bis zum Ende der fünften Woche verfolgt, um welche Zeit beiläufig die Trennung des Darm- und Urogenitalkanales in voneinander unabhängige Systeme gewöhnlich stattfindet. In diesem speziellen Falle jedoch ist dieser Trennungsprozess, wie man aus der Profilrekonstruktion (Fig. 17) sehen kann, noch nicht vollständig abgeschlossen, da beide Kanäle durch die entodermale Kloake miteinander zusammenhängen.

Die Teilung der entodermalen Kloake in einen ventralen oder urogenitalen Abschnitt und in einen dorsalen oder intestinalen Abschnitt wird durch Abwärtswachsen einer soliden Mesodermfalte oder -scheidewand in der Frontalebene hervorgerufen, wie dies von Tourneux und Keibel beschrieben wurde. Aus dem ventralen Abschnitte bildet sich der grössere Teil der Harnblase, die Urethra im engeren Sinne und der Sinus urogenitalis

bis zur Kloakenmembran. Aus dem dorsalen Teile entsteht der Endabschnitt des entodermalen Rektums. Bei dem vorliegenden Embryo hat, wie sich bei der Rekonstruktion ergiebt, die frontale Scheidewand eine Stellung nahe der ventralen Wand der entodermalen Kloake erreicht und so die Kloake zu einem blossen Kommunikationsweg eingeengt, Reichels Kloakengang, CL. Eine Fortsetzung der Peritonealhöhle begleitete die nach unten verwachsende Scheidewand und erscheint, wie aus der Profilkonstruktion ersichtlich ist in der Medianebene als ein schmaler Zwischenraum (Spalt) PC, zwischen den Anlagen des Urogenitaltraktes und des Rektums.

Die Kloakenplatte, welche wie ein dünner Epithelkeil in die Substanz des Genitalhöckers eingeschoben ist, teilt denselben an seinem kaudalen Abhang in der Medianebene bis zur ventralen Wand der entodermalen Kloake in zwei symmetrische Teile — die Anlagen der Genitalfalten. Aussen zwischen den Anlagen der Genitalfalten liegt die längliche Kloakenfurche. Die Kloakenspalte des vorliegenden Embryos zeigt darin ein nicht ganz gewöhnliches Aussehen, dass sie in zwei Teile, einem grösseren ventralen oder urogenitalen Anteil UP, und einen kleineren dorsalen oder rektalen Anteil Rpl mit einer ziemlich langgestreckten, dünnen Kloakenmembran, CM, zwischen diesen beiden Teilen, geteilt ist. Diese Verhältnisse lassen sich aus den Schnitten, von denen hier einige reproduziert wurden sowie bei Vergleichung der Profilrekonstruktion leicht ersehen (Schnitte Nr. 624, 630, 647, 651 und 655; Figg. 18—22).

Die Beziehung der Ureteren zu den Wolffschen Gängen ist in den Schnitten 621 und 623 für die rechte resp. für die linke Seite ersichtlich. Diese Schnitte zeigen, dass die Ureteren sich gerade von den Wolffschen Gängen losgetrennt haben, und dass sie sich unabhängig in die Blasenanlage öffnen, so dass die Ureterenmündungen etwas höher und mehr ventrolateralwärts als die der Wolffschen Gänge liegen.

Die Urogenitalportion der Kloakenplatte.

Wie die Profilrekonstruktion ergiebt, nimmt die Urogenitalportion der Kloakenplatte UP, die mediane Sagittalebene des grösseren Teiles des ventralen Abhanges des Genitalhöckers GE ein. Die Tiefe der Platte in sagittaler Richtung nimmt von oben nach unten bis Schnitt Nr. 626, wo sie mit der ventralen Wand der entodermalen Kloake in Verbindung tritt, rasch zu. Unterhalb dieser Stelle verliert die Platte an Tiefe und verschwindet in den Schnitten 644/5.

In der queren Richtung nimmt die Dicke der Platte von 28 μ in Schnitt 618, 33 μ in Schnitt 624 (Fig. 18), 40 μ in Schnitt 630 (Fig. 19). 65 μ in Schnitt 639, 70 μ in Schnitt 644, bis zu 76 μ in Schnitt 645 zu. Wie man an Querschnitten sehen kann, ist die Dicke der Platte in den Schnitten 630—641 nicht eine gleichmässige, indem der äussere Teil der Platte dicker ist als der innere. An den Abbildungen Fig. 18 und 19 bemerkt man, dass das den ventralen Plattenrand bildende Ektoderm sich in Form einer schmalen, vorspringenden Leiste ER erhebt, welche zusammen mit dem Ektoderm auf beiden Seiten mehr weniger den Raum zwischen den Mesodermanteilen der Anlagen der Genitalfalten ausfüllt. Diese Ektodermleiste, in der Regel stärker als bei diesem Embryo ausgeprägt, reicht von Schnitt 613 bis zum Schnitt 635 und ist am deutlichsten ausgesprochen im peripheren oder wachsenden Anteile des Genitalhöckers. Dieser Umstand wird besonders bei schon weiter in ihrer Entwickelung vorgeschrittenen Embryonen ersichtlich und gibt dort die Veranlassung zur Bildung des wuchernden Epithelhörnchens, ET., welches bei der Beschreibung des äusseren Aussehens des Genitalhöckers erwähnt wurde. Tourneux, der zuerst die Kloakenplatte (bouchon cloacal) beschrieb, und der als erster darauf hinwies, dass die Urogenitalportion der Kloakenplatte zusammen mit dem Genitalhöcker als eine medio-

vertikale Epithelplatte (lame uréthrale) auf dessen kaudalem Abhang ihr Wachstum fortsetzt, war auch der erste, der diese Epithelleiste (mur épithélial) beschrieben hat.

Die Art und Weise, in welcher die Urogenitalportion der Kloakenplatte mit dem Genitalhöcker zusammenwächst, um später zur Urogenitalplatte zu werden, und die Art und Weise, wie der ventrale Rand der peripheren Portion der Platte sich zu einer vorspringenden Leiste oder zu einem Hörnchen wuchernden Epithels erhebt, ist an diesem Embryo aus der Sammlung Prof. Schaffers und auch an dem Embryo KS des I. Anatomischen Institutes sehr gut ersichtlich. Die Profilrekonstruktion ergibt, dass eine Fortsetzung der Urogenitalportion der Kloakenplatte bis zum Scheitel des Genitalhöckers bereits erreicht wurde, an welcher Stelle dann die Zellen der Platte direkt übergehen in die des ektodermalen Integumentes des Genitalhöckers.

Die Schnitte, welche die Kuppe des Genitalhöckers dort treffen, wo Platte und Ektoderm zusammen in der Mittellinie miteinander verschmelzen, zeigen, dass das vordringende periphere Ende der Platte zunächst eine abwärts oder einwärts wachsende Ektodermbildung ist, welche in den mehr kaudalwärts gelegenen Schnitten durch einen Auswuchs des Mesoderms auf beiden Seiten — die Anlagen der Genitalfalten — in eine dünne aber tiefreichende Ektodermplatte umgewandelt wird.

Die Reihe von Abbildungen in Fig. 23 (a—d) (Taf. 9/10) nach Schnitten des Embryo KS erläutert diese Verhältnisse. In der ersten Abbildung (Fig. 23 a) ist das äusserste periphere Ende der Urogenitalportion der Kloakenplatte dargestellt, welche hier als ein leicht nach abwärts gekrümmter Vorsprung oder eine einwachsende Bildung des Basalteiles des Ektoderms in das darunter liegende Mesoderm erscheint. Auf dem nächsten Schnitte (Fig. 23 b) ist die mediane Vorwucherung des Ektoderms etwas tiefer und etwas mehr zugespitzt. Die basalen Zellen, Gl, des einwachsenden Ektoderms haben grosse, dunkel gefärbte Kerne,

welche an die Keimanlagen junger Haare erinnern. Drei Schnitte weiter kaudalwärts (Fig. 23 c) hat die Ektodermeinstülpung, UP, eine Keilform angenommen, dringt in die Mesodermmasse des Genitalhöckers ein und bringt so die Anlage der Genitalfalten zum Ausdruck. Wiewohl im Schnitte das Ektoderm nicht senkrecht zur Oberfläche getroffen ist, so kann man doch sehen, dass die grossen und dunkel gefärbten Kerne der Basalzellen (Gl) nicht auf die Basalzellen der Ektodermplatte beschränkt sind, sondern sich ebenso in allen basalen Zellen des Ektodermbelages der ventralen Oberfläche des Genitalhöckers in diesem Niveau vorfinden. Das ventrale Ektoderm ist hier, wie in den beiden vorhergehenden Schnitten, dicker als das an anderen Partien des Genitalhöckers. In der Mittellinie der oberflächlichen Portion des ventralen Ektoderms und in der Mittellinie der sehr seichten Kloakenfurche beginnt das obere Ende der Ektodermleiste, die früher besprochen wurde, ER, zum Vorschein zu kommen. In der letzten der vier Abbildungen (Fig. 23 d), welche einen vier Schnitte weiter kaudalwärts liegenden Schnitt darstellt, sind die medianen oberflächlichen Ektodermzellen zu einer ausgesprochenen Epithelleiste, ER, angehäuft. Die nach einwärts wachsende Ektodermplatte, UP, zeigt nun unter dem Einfluss des Mesoderms das charakteristische Aussehen der Urogenitalportion der Kloakenplatte mit einem Querdurchmesser von 26 μ.

In diesem Schnitte ist der Ektodermbelag der ventralen Oberfläche des Genitalhöckers rein senkrecht getroffen und zeigt so besser die früher beschriebene Anordnung des Ektoderms. Die dunkel gefärbten Basalzellen des Ektoderms, Gl, zu beiden Seiten der einwärts wachsenden Platte, UP, und die basalen Zellen selbst stehen in auffälligem Kontrast zu den Zellen über ihnen und zu den Basalzellen des Ektoderms, das die lateralen Partien des Genitalhöckers bedeckt. Sie sind protoplasmareich und viele von ihnen sind im Zustand der Mitose. Die Grenzen

dieser Schicht von kräftig proliferierenden Basalzellen heben sich deutlich und scharf ab, und lassen vermuten, dass die vermehrte Ektodermproduktion dieser Gegend auf das Vorhandensein eines echten Keimlagers, Gl, zurückzuführen sei — das eigentliche Keimlager der Urogenitalplatte. In den ganz seitlich gelegenen Partien dieses Keimlagers sind die Zellkerne stark verlängert und ihre Längsachsen gegen die Medianlinie oder parallel zur Oberfläche gerichtet, was darauf hinweist, dass das Zellwachstum in der Richtung gegen die Medianlinie zu erfolgt. An der Vereinigungsstelle ist der Effekt des raschen Wachstums des Ektoderms gegen die Mittellinie ein Einbiegen oder Einwärtswachsen der tieferen Zellen, wodurch die ektodermale Urogenitalplatte, UP, entsteht, und eine Erhebung nach aussen oder Anhäufung der äusseren Zellen zu einer medianen Ektodermleiste, ER, mur épithélial von Tourneux. Die Dickenzunahme des Ektoderms und das rasch wachsende Epithelhörnchen auf dem ventralen Abhang der Kuppe des Genitalhöckers stellen nach Nagel eine Überproduktion von Ektoderm dar, dessen Zellen vom Keimlager des peripheren oder wachsenden Endes der Urogenitalportion der Kloakenplatte stammen.

In Fig. 23 d gelangt die Beziehung des Keimlagers der Urogenitalplatte zum „mur épithélial“ deutlich zur Anschauung. Dort sieht man das Keimlager in seiner grössten Ausdehnung in transversaler Richtung und das Ektoderm mit seiner medianen Leiste in grösster Höhenentwickelung. Kaudalwärts von diesem Niveau konvergieren die lateralen Grenzen des Keimlagers allmählich gegen die Mittellinie bis zu einem Niveau, das beiläufig in der Mitte zwischen Kuppe und Basis des Genitalhöckers liegt.

An dieser Stelle verschwinden die deutlichen Merkmale, die für das Keimlager charakteristisch sind, das den Genitalhöcker bedeckende Ektoderm ist von gleichmässiger Dicke und der ventrale Rand der Kloakenplatte liegt in einer deutlich ausge-

prägten Furche, ohne eine Spur von der medianen Ektodermleiste. Dasselbe Aussehen wie der oben beschriebene Embryo, KS, (12,5 mm) bieten in Prof. Schaffers Embryo von 15 mm die Schnitte 614—635 (siehe Fig. 18 u. 19 [Gl]). Das Verhältnis des Keimlagers zur medianen Ektodermleiste ist bei dem letzteren Embryo noch deutlicher und die Totallänge der medianen Leiste ist das Mass der Entfernung, um welche die Kloakenplatte peripherwärts gewachsen ist.

Die Kloakenmembran.

In den sechs Schnitten kaudal von der Urogenitalportion der Kloakenplatte (646—651 der Profilrekonstruktion) ist die Entodermkloake aussen durch die Kloakenmembran abgeschlossen. In Fig. 20, 21 sieht man die Kloakenmembran, CM, auf dem Querschnitt die ventrale Wand der Entodermkloake und gleichzeitig den Boden der Kloakenfurche, CF, bilden. In Schnitt 647 (Fig. 20) kann man die mesodermalen Grenzen der Kloakenfurche und der Entodermkloake in der Gegend ihrer weitesten Entfernung voneinander, einer Distanz von 90 μ durch die Kloakenmembran von Basalmembran zu Basalmembran gemessen, und die Kloakenmembran an dem Orte ihrer weitesten Ausbreitung in querer Richtung sehen. Von dort kaudalwärts rücken die Mesodermgrenzen allmählich näher aneinander bis auf 77 μ in Schnitt 652, dem kaudalen Ende der Kloakenmembran.

In der Entodermkloake ist der Epithelbelag grösstenteils ein geschichtetes Epithel, wie das des Sinus urogenitalis; aber in dem Masse, als sich die Schnitte der Serie dem Rektum nähern, beginnt an ihrer dorsalen Wand ein Cylinderepithel ähnlich dem im Rektum gefundenen, zum Vorschein zu kommen. In Schnitt 647 (Fig 20) ist das die dorsale Kloakenwand bedeckende Epithel aus Cylinderzellen, in denen die Kerne in verschiedenen Höhen liegen, zusammengesetzt, während die laterale Wand von einem

geschichteten Urogenitalepithel bedeckt wird. Ventralwärts, wo Entoderm und Ektoderm aneinander stossen, wird die Kontinuität der Basalmembran aufrecht erhalten; aber an der Vereinigungsstelle ist die Basalmembran leicht winkelig emporgehoben. Hier verlassen die Zellen der beiden Schichten die Basalmembran und verlieren mit Ausnahme der Epitrichialschicht ihre Identität in der Kloakenmembran. Mit Ausnahme einiger durch das Mikrotommesser verursachten Risse ist die Kloakenmembran ziemlich gut erhalten. Die seitlichen Abschnitte der Membran sind dicker als der mediane und der grössere Teil der sie zusammensetzenden Zellen liegt hier an der entodermalen Seite der oben erwähnten winkeligen Erhebung der Basalmembran. Der mediane Teil der Kloakenmembran hat eine Dicke von 16 μ und baut sich aus drei und vier Reihen in der Querrichtung verlängerter Zellen auf. Auf Schnitt 651 (Fig. 21) sieht man den dorsalen Teil der Kloakenmembran. Hier ist die Spannweite der Membran, entsprechend der Entfernung der Mesodermgrenzen der Kloake auf diesem Niveau wesentlich kleiner als im ventralen Kloakenteile. Der Ektodermbelag des Rektums und die dorsale Kloakenpartie gehen jetzt ineinander über, indem das Cylinderepithel des ersteren sich kaudalwärts bis ganz nahe an die Kloakenmembran erstreckt, wo das Epithel geschichtet ist und einen urogenitalen Charakter besitzt.

Die Rektalportion der Kloakenplatte.

In den nächsten fünf Schnitten kaudal von der Kloakenmembran (652—655 der Profilrekonstruktion) kommt auf der ventralen Seite des Genitalhöckers nahe an dessen Basis eine mediane Epithelplatte, Rpl, wieder zum Vorschein, welche zwischen der Ventralportion der Entodermkloake, CL, und dem Boden der Kloakenfurche, CF, eingelagert ist. In Schnitt 653 hat diese Platte eine Dicke von 68 μ in querer Richtung und

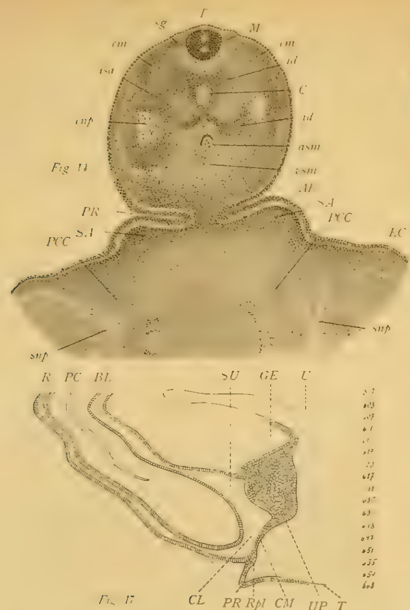


Fig. 14

Fig. 17

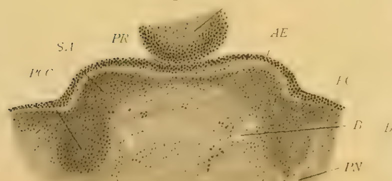


Fig. 16.

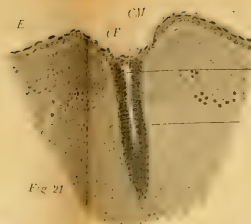


Fig 21

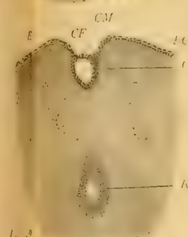


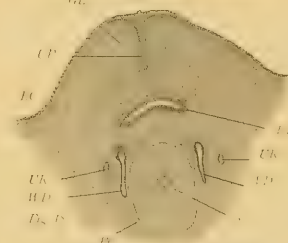


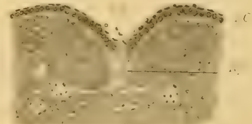




Fig 19.







Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

steht mit der ventralen Wand der entodermalen Kloake in Verbindung und bildet einen Teil derselben gerade oberhalb der Stelle, wo die ventrale Wand und der Kloakenboden sich unter einem rechten Winkel treffen. Im nächsten Schnitt (654) hat die Platte eine Dicke von 60 μ und steht in Zusammenhang mit den basalen Partien des entodermalen Zellenbelages des Kloakenbodens. Im vierten Schnitt (655, Fig. 22), welcher gerade dorsal von der Entodermkloake fiel, hat die Platte, Rpl, eine Dicke von 38 μ. Aus einigen Zellen derselben sind die Kerne offenbar herausgefallen. Im letzten der fünf Schnitte (656), auf welchem die Rektalportion der Kloakenplatte zum Vorschein kommt, zeigt die Platte ein ähnliches Aussehen, aber sie hat nur die halbe Tiefe und eine Dicke von 35 μ. In dieser Partie der Kloakenplatte sieht man kein Anzeichen einer vermehrten Ektodermproliferation, wie sie in der ventralen Portion zu sehen war. Die Platte erscheint hier mehr wie eine Anlagerung und Verwachsung des Ektodermbelages der tiefen Portion der Genitalfaltenanlagen, während die oberflächlichen Portionen offenbleiben und das Dorsalende der Kloakenfurche bilden. Wie bereits erwähnt wurde, erstreckt sich die Dorsalportion der Kloakenplatte und die Kloakenfurche dieses Embryos ein wenig unterhalb des ventralen Randes des Analhöckers, während die laterale Portion des rechten Höckerchens in Schnitt 655 auftritt.

Es ist interessant zu bemerken, dass der Embryo KS eine ähnliche Anordnung der Kloakenplatte in zwei Partien, einer grossen ventralen Portion und einer kleinen dorsalen Portion mit einer kurzen Strecke Kloakenmembran (nur zwei Schnitte weit) zwischen beiden, aufweist.

Die vorangehenden Beobachtungen über die Art des Wachstumes und das Aussehen der Kloakenplatte dieses Embryos werden hier nur vorgebracht, weil die Frage von der Herkunft der Kloakenplatte bei menschlichen Embryonen noch immer eine offene ist. Wenn meine Beobachtungen für die Lösung

dieser Frage eine Bedeutung haben, so sprechen sie eher zu Gunsten der Ansicht Borns (1) — welcher, gestützt auf Reichel, Retterer und Tourneux, die Anschauung vertrat, dass die Kloakenplatte ektodermalen Ursprunges sei, indem sie vom Ektoderm in dem Zwischenraum zwischen den Anlagen der Genitalfalten (siehe Taf. 5/6, Fig. 1 b, lo) herstamme, und dass die Kloakenplatte zusammen mit der Kloakenfurche die Anlage einer ektodermalen Kloake darstelle —, als für die Ansicht Keibels, dass die Kloakenplatte eine umgewandelte Kloakenmembran sei, zu welcher das Entoderm den Hauptanteil liefere, oder für die von Disse (4) und Fleischmann (9), die sie für vollständig entodermalen Ursprunges halten.

Embryo von 19 mm. Zwischen Fig. 21 und 22 von His' Normentafel, Sagittalserie (Celloidin). Taf. 9/10. Fig. 24, 25.

Fig. 24 stellt eine mediane sagittale Ansicht des Schwanzendes dieses Embryos dar, die aus einer Reihe von mehreren Schnitten zusammengesetzt ist, da alle Schnitte in dieser Gegend schief zur Medianebene verlaufen und kein Schnitt die gewünschte Ansicht der Gebilde bietet, die in der Medianebene des Genitalhöckers liegen. Eine Vergleichung der Rekonstruktion des vorhergehenden Embryos (Taf. 7/8, Fig. 17) zeigt die Fortschritte, welcher der Entwickelungsprozess gemacht hat.

Das fortschreitende Abwärtswachsen der frontalen Scheidewand und die Vereinigung ihres unteren Endes mit der Kloakenplatte in der medianen Sagittalebene hat zu einer vollständigen Obliteration des Kloakenganges und gleichzeitig zur vollständigen Trennung des Urogenital- und des Intestinaltraktes geführt. Dadurch kam es zur Ausbildung des primitiven Perineums an der Aussenseite des Embryos.

Mit der Trennung des Urogenital- und Rektalkanales hat hier zugleich eine vollständige Trennung der ventralen und

dorsalen Anteile der Kloakenplatte stattgefunden. Der ventrale Anteil der Platte — jetzt die Urogenitalplatte — verschliesst den Sinus urogenitalis, während der dorsale — die jetzige Rektalplatte (Analmembran) — das Rektum abschliesst.

Der Genitalhöcker, GE (Fig. 24), ist beträchtlich in die Länge gewachsen und mit ihm ist auch die vertikale Urogenitalplatte, UP, welche in der Medianebene seiner ventralen Fläche eingegraben liegt, gewachsen. Die Perinealportion der Urogenitalplatte hat sich in der Mittellinie gespalten und schafft so eine sehr enge schlitzartige Mündung, UC, für den Sinus urogenitalis, SU.

Die Anlage des Rektums ist aussen durch die Rektalplatte vollständig verschlossen. Weiter dorsalwärts sieht man in der Abbildung das einwärts geschlagene Ektoderm des Recessus praecaudalis, PR, zwischen der Körperwand und der ventralen Oberfläche des Schwanzes. Der Analhöcker ist, wie auf Taf. 5/6, Fig. 2a, 2b ersichtlich gemacht wurde, im Höckerstadium seiner Entwickelung und ist daher selbstverständlich am medianen Sagittalschnitt nicht sichtbar. Die Kloakenfurche oder Reichels „Perinealfurche", welche sich jetzt als eine sehr seichte Depression quer über das Perinealseptum erstreckt, kann aus der Abbildung nicht entnommen werden; aber die folgenden Gebilde kann man in der Furche liegen und deren Boden bilden sehen: den ventralen Rand der Urogenitalplatte, UP, die Öffnung des Sinus urogenitalis, UC, das primitive Perineum, PP, und das geschlossene Ende des Rektums (Rektalplatte), Rpl, an welcher Stelle die Furche unter rechtem Winkel von der Fissura ani transversa gekreuzt wird.

Die Fissura ani verdankt ihre Entstehung einer Ungleichheit in der Wachstumsgeschwindigkeit der mesodermalen Bestandteile des Genital- und des Analhöckers. Das Herabwachsen des Mesoderms, welches die Teilung der entodermalen Kloake herbeiführt, geht in den lateralen Partien des Genitalhöckers

etwas weiter nach unten vor sich als in den medianen. Eine Fortsetzung des Abwärts- oder Auswärtswachsens des Mesoderms bringt die angrenzenden Flächen des Genital- und des Analhöckers zusammen und erzeugt eine quere Einwärtsfaltung des Ektoderms an der Berührungsstelle (Fig. 25 FA), welche Falte sich medianwärts in abnehmendem Grade bis zur medianen Rektalplatte fortsetzt. Die Fissura ani besteht, wie Fig. 25 zeigt, aus einem tiefen oder geschlossenen und einem oberflächlichen oder offenen Teile. In dem geschlossenen Teile sind die einander gegenüber liegenden Ektodermflächen zu einer mehr minder soliden Ektodermplatte (AP) zusammengewachsen, in welcher dort, wo sie die Medianlinie kreuzt, die Rektalplatte eingelagert ist. Da dieser Teil der Fissura ani zur Ektodermportion des Rektums in demselben Verhältnisse steht, wie die Urogenitalplatte zum Sinus urogenitalis, so kann man denselben mit Recht die Analplatte nennen. Betrachtet man die Kloakenplatte und die Kloakenfurche als die Anlage einer ektodermalen Kloake und die Fissura ani als die laterale Verlängerung derselben, so münden beide, nämlich das Rektum und der Sinus urogenitalis dieses Embryos, in eine ektodermale Kloake, welche die Form eines umgekehrten T hat, ein Vergleich, der auch schon von Nagel (24) gemacht wurde.

In Fig. 25 (Schnitt 267) sieht man das linke Analhöckerchen im Sagittalschnitt zwischen zwei queren Epithellamellen liegen, welche das eingefaltete Ektoderm (AP) der Fissura ani vorne und des Recessus praecaudalis (PR) hinten darstellen. Vom histologischen Standpunkte bietet dieser Embryo infolge der durch Mazeration bedingten Zerstörungen nur wenig Interesse für die Histogenese des Analhöckers. Die Anlage des Sphincter externus lässt sich als solche kaum erkennen. Der Musculus pubococcygeus ist besser erhalten und stellt eine grosse Muskelanlage dar, die man jetzt ventro-kranialwärts bis zu einer grossen Masse undifferenzierten verdichteten Mesenchyms verfolgen kann. Seine

Myoblasten sind weiter in der Entwickelung vorgeschritten als die in der Anlage des Sphincter externus und beginnen eine fibrilläre Struktur zu zeigen. Der Nervus pudendus besteht jetzt aus zwei Hauptästen, von denen der eine sich in den latero-ventralen Teilen der Basis des Genitalhöckers, der andere in dessen dorsalen Partien ausbreitet. Einstweilen lässt sich noch kein Muskelast für den Sphincter externus wahrnehmen.

Embryo T, 23 mm, ♂. I. Anatom. Institut. Diagonale Schnittserie (Celloidin). Dicke der Schnitte 14 μ.
Taf. 9/10, Fig. 26—30. Taf. 11/12, Fig. 31.

Die Schnittrichtung wurde bei dieser Serie mit besonderer Rücksicht auf den Analhöcker und den ektodermalen Abschnitt des Rektums gewählt. In der Beckengegend liegt die Schnittebene, wie Fig. 26 (Objektträger 70, Schnitt 6) zeigt, mehr in der Frontal- als in der Horizontalebene, die schräge Schnittrichtung geht von oben hinten nach unten vorne. Der Schnitt hat in seinem schrägen Verlauf getroffen das erste und zweite Segment des Kreuzbeins (sac), zum Teil der Länge nach den Musculus pyriformis (pyr), das Hüftgelenk, die Äste des Sitz- und Schambeins (ipr), geht knapp hinter dem Sinus urogenitalis (SU) und gelangt unten in der Ebene des oberflächlichen oder offenen Teiles der Fissura ani an die Oberfläche. Die offene Portion der Fissura (FA) ist jetzt, wie die Abbildung ergiebt, durch das allgemeine Nachaussenwachsen des Mesoderms in dieser Gegend in eine tiefe quere Einsenkung zwischen dem Perinealseptum und dem Analhöcker umgewandelt. An den lateralen Grenzen der Fissur kommt jetzt das verdickte Ektoderm, welches die ventralen Portionen der Analhöckerchen bedeckt, zum Vorschein, und in dem darunter liegenden Mesoderm sieht man die ventralen Teile der Anlage des Sphincter externus, welcher mit den dorsalen Teilen der Anlage des Musc. bulbo-

cavernosus eine fortlaufende Schicht myogenen Gewebes in den lateralen Partien des Perinealseptums bildet, wie dies Popowsky (29) beschrieben hat.

Die Anlage des Musc. pubococcygeus, PCC, erscheint auf dem Schnitte weiter entfernt von der Anlage des Sphincter externus als in den Schnitten des vorhergehenden Embryos. Die langen protoplasmatischen Myoblasten dieses Muskels zeigen eine feine Längsstreifung; aber einstweilen lassen sich noch keine Fibrillen unterscheiden. In dem benachbarten Musc. obturatorius, oi, hingegen kann man dort, wo die Muskelfasern quer im Schnitt getroffen sind, sehen, dass in diesem Muskel eine Fibrillenbildung bereits Platz gegriffen hat. Zwischen den Anlagen des Pubococcygeus und des Sphincter externus gelagert kommt jetzt eine scharf umschriebene Masse dicht gehäuften Mesenchyms, Pr, zum Vorschein, das die Anlage eines anderen Muskels darstellt, der beim Erwachsenen einerseits mit dem Musc. pubococcygeus und andererseits mit dem Sphincter externus in inniger Beziehung steht, nämlich die Anlage des Musc. puborectalis. Diese Muskelanlage hat schon ihre eigene Nervenversorgung, nämlich einen besonderen Ast desselben Nerven, der auch den Pubococcygeus versorgt. Der Nervus pudendus, PN, ist jetzt in seine drei Hauptäste geteilt, welche ebenso wie ein Ast der Arteria pudenda, pa, in der Abbildung wiedergegeben sind.

In den nächsten drei Schritten kaudalwärts von Fig. 26 kommen das verdickte Ektoderm, welches die ventralen Portionen der Analhöckerchen bedeckt, und die Ektodermdecke der dorsalen Wand des offenen Teiles der Fissura ani oder des Proctodaeums immer mehr und mehr zum Vorschein, wie Fig. 27, die von dem dritten Schnitte stammt, zeigt. Das Aussehen der Höckerchen, AE, in diesem Schnitte ist mehr auf die schräge Schnittrichtung durch das Ektoderm, als auf ihre mesodermalen Bestandteile zurückzuführen. Die Anlage des Sphincter externus

wird von besonderen Zweigen aus den untersten Ästen des Nervus pudendus innerviert und erscheint in zwei Teile, einen oberflächlichen (SAs) und einen abgerundeten tiefen (SAp) gesondert. Im Mesoderm der ventralen Wand des Proctodaeums sieht man eine quere Schicht verdichteten Mesenchyms (MM), dessen Zellen stäbchenförmige Kerne besitzen; diese Schicht stellt sowohl die Anlage von Bindegewebe, als von glattem Muskelgewebe dar. Lateralwärts reicht der grössere Teil dieser Schicht in den Zwischenraum zwischen den beiden Teilen der Sphincter externus-Anlage.

An der dorsalen Wand der offenen Partie des Proctodaeums sieht man die Kuppen zweier kleiner knötchenartiger Erhebungen des Mesoderms (sm) auf beiden Seiten der Mittellinie, eine paarige Anordnung, die im Ektoderm dieser Gegend in den beiden vorhergehenden Schnitten sichtbar ist. Die paarige Anordnung des Mesoderms kommt hier, wie in den Analhöckerchen, durch das lebhafte Wachstum des Mesenchyms zu stande, verbunden mit der Entwickelung des Sphincter externus, dessen paarige Anlage in den weiter kaudalwärts gelegenen Schnitten immer näher und näher an die Mittellinie rückt. Dieser Teil der dorsalen Wand rückt natürlich in das Lumen der offenen Partie des Proctodaeums, so dass sowohl die Längs- wie die Querachse des späteren Analkanales jetzt eine schwache dorsale Krümmung beschreibt. Das Proctodaeum, P, mit seiner queren spaltartigen Mündung sieht man im Querschnitt an der inneren (oberen) Grenze des offenen Abschnittes der Fissura ani, über der Stelle, wo es an der Oberfläche mündet.

Der nächstfolgende Schnitt, Fig. 28, trifft die Teile der Analhöckerchen, die ein wenig näher zur Mittellinie liegen. Das Ektoderm ist schräg durchschnitten. Im Mesoderm kann man die oberflächliche (SAs) und die abgerundete tiefe (SAp) Portion der Anlage des Sphincter externus, sowie die quere Schicht des verdichteten Mesenchyms (MM), die unterhalb der Ektoderm-

decke der ventralen Wand des Proctodaeums liegt, erkennen. Die paarige Anordnung des Mesoderms der dorsalen Wand ist sehr deutlich, obwohl das die beiden Erhöhungen medianwärts trennende Ektoderm verschwunden ist. Lateralwärts sieht man das Ektoderm der offenen Partie des Proctodaeums den Zwischenraum zwischen dem Mesoderm, den Seitenwänden des Proctodaeums und der vorspringenden dorsalen Wand, die zum Ektoderm der Analplatte (AP) oder der ursprünglich geschlossenen Partie der Fissura ani hinaufreicht, ausfüllen.

Zwei Schnitte weiter kaudalwärts (Fig. 29) sieht man die Analhöckerchen, AE, an der Stelle ihrer grössten Erhebung und der Mittellinie merklich näher gerückt. Der Ektodermbelag der Höckerchen ist noch schräg geschnitten, aber seine Dicke hat sichtlich zugenommen, mehr als die des Ektoderms im allgemeinen, das aus zwei Zellreihen besteht. Auf der rechten Seite der Abbildung bemerkt man einen Muskelast des Nervus pudendus, HN, dessen Fasern man bis in die tiefe Portion der Sphincter externus-Anlage verfolgen kann. Die Myoblasten der Sphinkteranlage sind schräg getroffen; sie zeigen eine Längsstreifung, die darauf hindeutet, dass die eigentliche Muskelsubstanz in Bildung begriffen ist. Im Mesoderm der dorsalen Wand des Proctodaeum stellt das verdichtete Mesenchym ein Gewebe dar, ähnlich dem der ventralen Wand (MM), mit dem offenbarem Unterschiede, dass hier die Schnittrichtung die Zellen schräg zu ihrem Längsdurchmesser getroffen hat. In diesem Schnitte sieht man, wie im vorigen, die Analplatte, AP, im Querschnitte die lateralen Partien des Proctodaeum verschliessen. Medianwärts haben sich die verschmolzenen Flächen der Analplatte voneinander getrennt und haben so das Proctodaeum durchgängig gemacht und eine Mündung für das Rektum geschaffen.

In Fig. 30 wieder zwei Schnitte weiter kaudalwärts ist eine andere Ansicht des Analhöckers und des Proctodaeum desselben Embryos gegeben. Die Erhebung der Höckerchen AE, ist in

Abnahme begriffen und ihre medialen Enden sind hier näher an der Mittellinie. Das Ektoderm mit einer deutlich ausgesprochenen Epitrichialschicht hat an Dicke von zwei Zellreihen bis zu vier und fünf Reihen auf der Kuppe der Höckerchen zugenommen. In der Gegend des verdichteten Mesenchyms des Analhöckers nehmen die Basalzellen zylindrische Formen an und ihre Kerne liegen in den distalen Zellteilen. Das Proctodaeum, P, mit seinen geschlossenen lateralen Teilen, AP, sieht man im Querschnitt höher oben in seinem Verlaufe und weiter weg von der äusseren Oberfläche des Embryos. Seine ventrale Wand ist schräg getroffen und in einem etwas höherem Niveau, als die dorsale. Noch weiter kranialwärts, im mittleren Teile der Abbildung, gelangt die ventrale Ansicht der dicken Masse des verdichteten Mesenchyms um den unteren Teil des Rektums zur Darstellung, in welcher die Längs- und Ringmuskellagen des Rektums schon differenziert sind, und deren untere Abschnitte eben zur Ansicht kommen (CMF). In derselben Gegend sieht man lateralwärts nur einen Teil der Puborectalis-Anlagen, (Pr), welche jetzt die medianen Ränder des Musc. pubococcygeus knapp umfassen und die frühe, epithelartige Anordnung ihrer Myoblasten zeigen. Es ist jetzt offenbar, dass die quere Schicht von glatten Muskeln und Bindegewebe, MM, in der ventralen Wand des Proctodaeum zwischen der Ringmuskelhaut, CMF, und dem Epithelbelag des Analkanales gelegen ist. Ferner kann man bemerken, dass dieses Gewebe nicht nur in die Sphinkteranlage eindringt, sondern sich dorsalmedialwärts hinter dem Proctodaeum gegen das Integument fortsetzt. Dieses Gewebe stellt wahrscheinlich die Anlage sowohl der Muscularis mucosae, wie des fibro-elastischen Gewebes dar, welches ein ausgesprochenes Merkmal dieser Gegend beim Erwachsenen bildet.

Im nächsten Schnitte dieser Serie wird die obere, innere Grenze der Analplatte oder ursprünglich geschlossenen Partie

der Fissura ani erreicht und sind es im ganzen sieben Schnitte, in welchen die Lichtung des ektodermalen Teiles des Rektums durch eine Spaltung der Analplatte zu stande gekommen ist. Der Charakter des Epithelbelages dieses Abschnittes des Rektums ist natürlich der eines geschichteten Epithels ektodermalen Ursprunges.

In Fig. 31, Taf. 11/12 geht der Schnitt durch die terminale Ektodermportion des Rektums knapp über der Analplatte. Die linsenförmige Lichtung des Rektums, R, in der Abbildung ist zum Teil auf die Schrägheit des Schnittes durch die dorsale und ventrale Wand des in der Querrichtung langgezogenen Rektums zurückznführen; die Ring- und Längsmuskelschichten der ventralen Wand sind eine ziemliche Strecke höher oben freigelegt. Das Epithel, welches die Lichtung des Rektums auskleidet, ist noch ein geschichtetes, aber ein solches entodermalen Ursprunges. In den nächsten fünf Schnitten verengt sich die Lichtung des Rektums zu einer kreisförmigen Öffnung, abes es beginnt bald sich kranialwärts zu erweitern, behält jedoch die Kreisform bei. Die Gestaltung des dorsalen Abhanges der Analhöckerchen, wie sie die Abbildung zeigt, bleibt eine kurze Strecke weiter dorsalwärts in allmählich abnehmenden Massverhältnissen erhalten, bis die Mesodermgrenze eine ebene Fläche wird. An dieser Stelle wird die dorsale Grenze der Anlage des Sphincter externus erreicht, aber dorsalwärts setzt sich eine mediane Masse von verdichtetem Mesenchym von Bindegewebscharakter, begleitet von einer medianen Ektodermerhebung bis zum Ende der Wirbelsäule fort. In der Anlage des Sphincter externus ist ein weiterer Muskelnervenast, HN, (Fig. 31), der vom Nerv. pudendus in seinem Verlaufe höher oben abgegeben wird, zu sehen, während der Nerv der anderen Seite im nächsten Schnitte erscheint. Die paarige Anordnung dieser Anlage erhält sich in allen folgenden Schnitten; die beiden Hälften nähern sich ohne deutliche Abgrenzung einer oberflächlichen von einer

tiefen Lage allmählich der Mittellinie und verschwinden zugleich mit den Analhöckerchen. In der ventralen Wand des Rektums erscheint jetzt die Anlage der Muscularis mucosae als eine viel dünnere Schicht und stimmt insoferne mit den Verhältnissen an Erwachsenen überein, dass sie unten dicker ist als oben. Weiter kranialwärts zeigen sich die schief in Schnitt getroffenen Ring- (CMF) und Längsmuskelschichte (LMF) des Rektums; und lateralwärts die Anlage des Musc. puborectalis (Pr) und die embryonalen Muskelfasern des Pubococcygeus (PCC). In den folgenden Schnitten dieser Serie kommen die mehr dorsalen Teile dieser Muskelanlagen zum Vorschein, welche mehr medianwärts rücken, bis schliesslich ihre dorsalen Enden zu beiden Seiten der Mittellinie in einer medianen Masse von verdichtetem Mesenchym hinter dem Rektum endigen.

Embryo von 30 mm ♂. Prof. Schaffer. Frontale Schnittserie durch den Rumpf (Celloidin): Dicke der Schnitte 16 μ. Der Kopf wurde für sich in eine Serie zerlegt. Taf. 11/12, Fig. 32, 33.

Wie Fig. 32 (Schnitt 279) zeigt, befindet sich der Analhöcker, AE, dieses Embryos im Mondsichelstadium seiner Entwickelung und bildet die gekrümmte dorsale Umwallung der weiten Mündung des Proctodaeum. Die Grundebene des Analhöckers läuft nahezu parallel mit der Frontalebene des Körpers, aber rechtwinkelig zur Oberflächenebene des primitiven Perineum und zur Achse der Penisanlage. Die Schnittfläche ist nicht rein senkrecht zur Medianebene, da die lateralen Abschnitte des mondsichelförmigen Höckers in verschiedenen Höhen zum Vorschein kommen wegen des Mangels an Symmetrie in den Teilen der Abbildung, die gleich weit von der Mittellinie entfernt liegen. Auf der linken Seite der Abbildung ist das dermale Mesenchym des Analhöckers AE gerade unter der Ektodermdecke dargestellt, die Dicke der letzteren ist die von drei Schnitten. Auf der rechten Seite ist das Mesenchym

in einer etwas tieferen Ebene getroffen. Die embryonalen Muskelfasern SAs, der Sphincter externus beginnen aufzutreten (Schnitt 277); die Richtung der ventralen Abschnitte des Analhöckers stimmt überein mit der Richtung dieser Muskelfasern. Die Muskelfasern erscheinen längsgetroffen; sie sind lang und schmal mit axialen Kernen und erscheinen als Hohlgebilde mit einem dünnen Mantel von längsgestreiftem Protoplasma, was darauf hindeutet, dass die Fasern mehr weniger Fibrillenstruktur besitzen. In den Schnitten 277—285 biegen sich die ventralen Abschnitte dieser Muskelfasern nicht gegen die Mittellinie ein, sondern sie gehen ventrolateralwärts über in eine Gruppe von Muskelfasern, welche der dorsalsten Partie der Anlage des Musc. bulbocavernosus, bc, angehören. Nur der untere dorsale Teil des Musc. bulbocavernosus kommt hier zur Ansicht und in Verbindung mit demselben zeigt die Abbildung drei Endäste des mittleren Stammes des Nervus pudendus (PN).

In dem Winkel zwischen dem mondsichelförmigen Analhöcker und dem primitiven Perineum erscheint eine grosse herzförmige Vertiefung, P, die mit Ektoderm ausgekleidet ist und den offenen Anteil des Proctodaeum darstellt. Die Schnitte der Serie weiter ventralwärts zeigen, dass das primitive Perineum jetzt ganz in dieser Vertiefung, deren ventrale Wand bildend, gelegen ist, und dass der Sinus urogenitalis sowie das Rektum als in dieselbe einmündend betrachtet werden können, obgleich bloss das dorsale Ende der Urogenitalspalte wirklich innerhalb dieser Vertiefung zu liegen kommt.

Die Ektodermdecke des Embryokörpers im allgemeinen besteht noch aus zwei Zellreihen, aber dort wo das Ektoderm das mediane, verdichtete Mesenchym der Perineal- und Genitalgegend deckt, besteht es aus mehreren Zellreihen, welche Anordnung, die Epitrichialschicht inbegriffen, sich auch in der Ektodermdecke der Vertiefung des Proctodaeum, P, erhält.

In Schnitt 285 ist der dorsale Rand der linken Hälfte der Anlage des Bulbocavernosus erreicht; aber zur Sphinkteranlage gehörige Muskelfasern erscheinen auf derselben Körperseite auch in den nächsten sechs Schnitten und sie stellen im Gegensatze zu den mit dem Bulbocavernosus verschmolzenen Muskelfasern (der oberflächlichen Lage) eine tiefere Portion dieser Anlage dar. In Fig. 33 (Schnitt 289) sieht man beide Anteile der Sphinkteranlage, den oberflächlichen (SAs) auf der linken und den tiefen (SAp) auf der rechten Seite. Dorsalwärts kreuzen noch erreichen auch nur weder die Fasern der oberflächlichen noch die der tiefen Lage die Mittellinie, sondern sie enden in einer medianen Masse von verdichtetem Mesenchym bindegewebigen Charakters, nicht ganz in der Mitte zwischen Proctodaeum und dem Ende der Wirbelsäule. Ventralwärts sind die oberflächlichen Fasern, wie bereits zu sehen war, im Zusammenhang mit denen des Bulbocavernosus; aber die tiefen Fasern enden, wie Fig. 33 zeigt, in dem verdichteten Mesenchym des lateralen Teiles des Perinealseptums. In Schnitt 291 ist der kraniale Rand des Sphincter externus erreicht (linke Seite des Embryos). In Schnitt 295 kommt der untere Rand der dorsalen Portion des Musc. pubococcygeus zum Vorschein. Zwischen diesem Muskel und der Sphinkteranlage liegt das verdichtete Mesenchym des dorsalen Abschnittes der Puborectalis-Anlage, in welcher wenige vereinzelte Muskelfasern des Sphincter externus enden. Im Vergleich mit dem Sphincter externus zeigen die Myoblasten des Puborectalis den epithelialen Charakter der frühen Entwickelungsstadien; im Pubococcygeus andererseits ist die Entwickelung weiter vorgeschritten, indem dessen Muskelfasern breiter sind, mehr Fibrillen enthalten und stärker gefärbt erscheinen.

Unmittelbar die Epithelauskleidung des Proctodaeums (Fig. 33) umgebend sieht man im Querschnitt die Anlage der Muscularis mucosae (MM) und gerade aussen von derselben eine konzentrische Schicht von Bindegewebe (ct), welche dorsalwärts in eine

longitudinale Schicht von Bindegewebe (rs) übergeht, welches hier eine Fortsetzung der medianen Raphe des Levator ani und gleichzeitig eine embryonale oder transitorische Raphe für den Sphincter externus darstellt. Zwischen der konzentrischen Schicht von Bindegewebe und der Anlage des Sphincter externus kann man die quer geteilten Fortsetzungen der glatten Längsmuskelschicht des Rektums (LMF) sehen, von denen einige mediodorsalwärts in die Bildung der embryonalen Raphe (rs) des Sphincter externus eintreten.

In den zehn zwischen Fig. 32 und 33 liegenden Schnitten nimmt der sagittale Durchmesser des Proctodaeums sehr rasch ab, bis dessen Lumen eine enge, quer gestellte, schlitzartige Öffnung zwischen den einander genäherten dorsalen und ventralen Wänden wird. Wiewohl der Querdurchmesser der tiefer liegenden Partie des Proctodaeums (Fig. 33) beträchtlich kürzer ist, so behält doch diese Partie des Proctodaeums weiter die quer oblonge Form des Fissura ani-Stadiums bei. Da dieser Schnitt der letzte ist, an welchem die Epitrichialschicht erscheint, so stellt die Höhe, in welcher das Proctodaeum sich teilt, die innere Grenze des offenen Abschnittes der Fissura ani dar. In den nächsten fünf Schnitten (290--294) — dem ektodermalen Abschnitt des Rektums, welcher von dem anfangs geschlossenen Teil der Fissura ani (Analplatte) herstammt — ist die queroblonge Form des Proctodaeums erhalten, die dorsalen und ventralen Wände sind etwas weiter von einander entfernt und das Lumen dementsprechend weiter; die epitheliale Auskleidung ist ein geschichtetes Epithel von dicht gedrängten Zellen. In Schnitt 295 weist eine merkliche Veränderung des Epithelcharakters darauf hin, dass der terminale Entodermanteil des Rektums erreicht ist. Das Epithel ist noch geschichtet, aber die Zellen sind hier breiter und nicht in so grosser Anzahl zusammengehäuft; sie sind mehr cylindrisch und ihre Kerne nicht mehr so rund wie im ektodermalen Anteil, sondern mehr weniger kubisch

gestaltet. Zwischen diesen Zellen liegt eine grosse Anzahl von solchen mit zusammengepressten, geschrumpften und stark gefärbten Kernen, die durch Druck eine längliche Form angenommen haben und senkrecht zur Oberfläche gestellt erscheinen, welche Zellen ich als Intercalarzellen bezeichnen will. Das Auftreten dieser Intercalarzellen ist, wie ich finde, für das Entoderm dieser Gegend charakteristisch.

In diesem Schnitte (295) beginnen gewisse Anzeichen einer Epithelmetamorphose aufzutreten oder vereinzelte Stellen, an denen embryonales Cylinderepithel in Pflasterepithel sich umwandelt, welches in den Schnitten des Rektums auch noch ziemlich weit nach oben sichtbar ist. Das Auftreten dieser Inseln von Pflasterepithel ist der Ausdruck eines Wachstumsvorganges (der sogenannten Metaplasie), der gewissen Körpergegenden eigentümlich ist, z. B. dem Anus, dem Ösophagus, dem Ureter und der Urethra (vergl. Schaffer [38]) und der im Rektum auf die terminale Entodermportion beschränkt erscheint.

In Schnitt 301 kommen die alleruntersten Muskelfasern der Ringmuskelfaserschicht des Rektums (Anlage des Sphincter ani internus) zur Ansicht.

Embryo von 60 mm ♀, Alter $11^{1}/_{2}$—12 Wochen. Frontalschnitte durch das untere Rektum und den Anus (Celloidin). Tafel 11/12, Fig. 34.

Der Analhöcker dieses Embryos ist im Ring- oder Endstadium seiner Entwickelung. Wie Fig. 34 zeigt, besteht der Höcker, AE, nur aus einer Epidermisverdickung um die Analöffnung, während das Mesoderm keinen Anteil an seiner Bildung nimmt. Morphologisch entspricht die Ausgleichung des Mesoderms (Cutisanlage) zu einer ebenen Fläche dem fertigen Zustande, aber die ringförmige Vorwulstung der Epidermis entspricht einer Persistenz der ektodermalen Verdickung früherer Stadien, welche mit fortschreitender Entwickelung mehr oder

weniger durch die metaplastischen Veränderungen, die bei Beschreibung des vorhergehenden Embryos erwähnt wurden, be werkstelligt wird. In den lateralen Partien der Schnitte ist die Epidermis jetzt aus drei Zellreihen aufgebaut: einer äusseren Reihe von epitrichialen Zellen, einer inneren Reihe von kubischen Basalzellen mit grossen runden und tief gefärbten Kernen und einer mittleren Reihe von etwas abgeplatteten, schwächer gefärbten Zellen. In der Epitrichialschicht haben die Zellen eine Umwandlung in grosse blasige Zellen mit grossen Kernen erfahren; letztere liegen mit dem umgebenden Zellprotoplasma, wie Minot beschrieben hat, in den äusseren Zellabschnitten, so dass dieser Teil der Schicht dunkler gefärbt erscheint als der innere und an einen gefärbten Kutikularsaum erinnert. Verfolgt man die Epidermis gegen die Mittellinie, so nimmt die Malpighische Schicht allmählich an Dicke zu, bis die Gegend des Sphincter ext. erreicht wird, an welcher Stelle gerade am unteren Rande dieses Muskels die ganze Epitheldecke eine Dicke von sieben und acht Zellreihen besitzt.

Von dieser Stelle weiter medianwärts fällt die Epidermis allmählich bis auf die Höhe des Epithelbelages des Analkanales ab.

Die Zellen des Rete Malpighi, welche die Hauptmasse des ringförmigen Analhöckers ausmachen, haben bestimmte charakteristische Merkmale, welche sonst den Retezellen im allgemeinen fehlen. Die basalen Zellen sind dicht gedrängt, in cylindrische Formen zusammengepresst und ihre Kerne liegen im distalen Zellabschnitt. Die darüber liegenden Zellen sind alle blasig, von beinahe durchaus gleicher Grösse; sie enthalten ein feines Netzwerk von geronnenem Protoplasma und färben sich stark mit Eosin und allen ähnlichen Farben. Infolge der Grössenzunahme und des Protoplasmareichtums in den äussersten Zellen des Rete wird die Epitrichialschicht mehr weniger undeutlich, aber die Fortdauer des gefärbten Saumes und das sporadische

Fig. 23a

Fig. 26

Fig. 24

Fig. 25

Fig. 28

Fig. 27

Fig. 30

Fig. 29

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

Auftreten der charakteristischen „aufgeblasenen“ abgerundeten oder oberflächlich vorgewölbten Zellen (Bowen [2]), lassen ihre Anwesenheit erkennen.

Eine ähnliche Anordnung verdickten blasigen Epithels in grösserem Massstabe sieht man die freien Lippenränder (wie es kürzlich v. Ebner [6] beschrieben hat) und die Zahn-Lippen-Furchen dieses Embryos bedecken — in beiden Fällen handelt es sich um eine Übergangszone zwischen der eigentlichen Epidermis und der Schleimhaut oder einen Torus von blasigem Pflasterepithel rings um die Mund- resp. Analöffnung des Verdauungskanales.

Die terminale Entodermportion des Rektums ist, soweit man aus Schnitten allein erkennen kann, anscheinend mit einem typischen geschichteten Cylinderepithel bekleidet, dessen unterer Abschnitt (met) in lebhaftem Umbau (Metaplasie) zu einem blasigen Pflasterepithel begriffen ist, worüber bei Beschreibung des nächsten Embryos eingehender gesprochen werden wird.

Da diese Schnitte sich auf den unteren Abschnitt des rektalen und analen Kanales beschränken, so können die Thatsachen, die sich auf die Entwickelung und das histologische Aussehen des Sphincter externus beziehen, nur an den seitlichen Anteilen dieses Muskels beobachtet werden. Die Schnittebene ist, wie Fig. 34 zeigt, senkrecht zum Verlaufe der Muskelfasern, welche ein wenig seitlich von dem in der Querrichtung abgeflachten Analkanal liegen. Beachtenswert ist die starke Vermehrung der Zahl der Muskelfasern und die Anordnung der Fasern in zwei Gruppen – einer schmalen oberflächlichen Portion (SAs) und einer dicken tiefen Portion (SAp). Zwischen dem Sphincter externus und der Ringmuskelschicht des Rektums liegt eine dicke Schicht embryonalen Bindegewebes (fes), welches ausser zahlreichen Blutgefässen die schwach gefärbten Fortsetzungen der Längsmuskelschicht enthält. Der grössere Teil dieses Bindegewebes (die Anlage der fibro-elastischen Scheide Holls) kann

abwärts bis in das Mesenchym der Kutisanlage verfolgt werden; aber die kleinere äussere Partie dieses Gewebes spaltet sich in zahlreiche dünne Lamellen, welche nach ihrem Eindringen in die oberflächliche Portion des Sphinkters und nachdem sie dessen Muskelfasern in zahlreiche abgeflachte Bündel von verschiedener Grösse abgeteilt haben, sich in dem umgebenden Mesenchym verlieren.

Die Muskelfasern erscheinen hier, im Querschnitte gesehen, röhrenförmig, indem der Mantel aus einer einzigen Fibrillenreihe besteht und der axiale Teil, in welchem der Kern liegt, hohl erscheint. Infolge von Schrumpfung haben sich die Fibrillen vieler Fasern von dem Zwischengewebe (ein Sarkolemm ist noch nicht vorhanden in diesem Stadium) retrahiert, scharf begrenzte Lücken zurücklassend, innerhalb derer die Fibrillen stellenweise in verworrenen Bündeln liegen. Ein ausgesprochenes Merkmal im Aussehen dieses Muskels bildet die grosse Anzahl dunkel gefärbter Kerne im interstitiellen Mesenchym. In beiden Muskelanteilen verstreut ist eine Anzahl stark mit Eosin gefärbter sarkolytischer Fasern, deren verdickte und geschwellte Fibrillen einen soliden Mantel um die axialen Kerne bilden, ein Stadium des Sarkolyseprozesses, den Schaffer (37) als etwas regelmässiges im Entwickelungsgange aller quer gestreiften Muskeln von Embryonen dieses Alters festgestellt hat.

Kranialwärts wird der Sphincter externus durch einen merklichen Zwischenraum, der von embryonalem Bindegewebe ausgefüllt wird, vom Levator ani geschieden. Durch dieses Bindegewebe verlaufen die unteren Hämorrhoidalgefässe, um das Rektum zu erreichen, und in seinem äusseren Abschnitte liegt ein ziemlich starker Nerv.

Der Musc. puborectalis, der mit dem Pubococcygeus den Levator ani (Holl) bildet, wie hier im Querschnitt (Pr) zu sehen ist, in diesem Teile seines Verlaufes eine dicke, bandähnliche Gruppe von Muskelfasern, zwischen welcher und der

Längsmuskelschicht des Rektums der ventrale Anteil des Musc. pubococcygeus (PCC) gelegen ist. Der Pubococcygeus wird vom Puborectalis durch eine dünne Schicht embryonalen Bindegewebes getrennt, welches gemeinsam mit zahlreichen feinen Zügen von interstitiellem Mesenchym beider Muskeln sich nach ab wärts und einwärts in eine Längsschicht von embryonalem Bindegewebe (fes) fortsetzt, das den Raum zwischen dem Sphincter externus und der äusseren Wand des Rektums ausfüllt. Histologisch ist hier jetzt kein Unterschied zwischen dem mikroskopischen Aussehen des Sphincter externus und dem des Puborectalis zu bemerken. Andererseits ist im Pubococcygeus, dessen Fasern mehr weniger schräg vom Schnitt getroffen sind, das Entwickelungsstadium noch vorgeschrittener als das der oben erwähnten Muskeln.

Embryo von 66 mm, ♂. Alter ca. 14 Wochen.
Frontalschnitte durch den Analkanal (Celloidin).
Taf. 11/12, Fig. 35, 36.

Fig. 35 giebt eine stärker vergrösserte Ansicht des embryonalen Torus (AE) von blasigem Pflasterepithel, welcher den ringförmigen Analhöcker menschlicher Embryonen bildet. Der früher erwähnte Vorgang der Metaplasie und deren Wirkung auf die äussere Gestaltung des Torus wird in diesen Schnitten sehr gut veranschaulicht. Hier ist der metaplastische Prozess auf die unterste Partie des embryonalen Cylinderepithels, das die terminale Entodermportion des Analkanals bekleidet, beschränkt. Dieses Epithel (sce) ist aus drei Zellreihen zusammengesetzt: einer oberflächlichen Reihe hoher Cylinderzellen, die den Charakter des Epithels bestimmt, einer basalen Reihe von niedrigen Zellen und einer mittleren Reihe intermediärer Zellen. Kranialwärts erfolgt der Übergang von geschichtetem Cylinderepithel in das einfache Cylinderepithel des eigentlichen Rektums ganz plötzlich; aber kaudalwärts erscheint dieses Epithel, wie

Fig. 35 zeigt, eine kurze Strecke weit von dem blasigen Pflasterepithel (v p e) des inneren Torusanteiles getrennt durch ein Epithel, das aus oberflächlichen Cylinderzellen (c c) besteht, die auf einer mittleren Schicht von aufgeblähten, deutlich begrenzten Zellen (p e) aufliegen. Diese aufgeblähten Zellen (p e) haben verdickte und stark gefärbte Zellwände, im Gegensatze zu dem kaum gefärbten Inhalt der Zellen und sind nicht von den blasigen Pflasterzellen (v p e) des Torus zu unterscheiden. Nach ihrer Lage und nach all dem, was man über den Vorgang der Metaplasie an anderen Stellen weiss, ist es nicht unwahrscheinlich, dass diese aufgeblähten Zellen (p e) metamorphosierte intermediäre Zellen sind, die jetzt die oberflächlichen Cylinderzellen (c c) nach aufwärts schieben und zur Abstossung bringen, nachdem ihre Fortdauer bei dem geänderten Charakter der Zellen, auf denen sie aufruhen, nicht länger zu erhalten ist. Die Metaplasie, die hier vor sich geht, ist derjenigen sehr ähnlich, welche in der Urethra etwas älterer Embryonen vorkommt und die von Ebner (6) beschrieben hat, dessen Schilderung des Vorganges (S. 493), obwohl sie das mehrreihige Cylinderepithel der Urethra eines siebenmonatlichen Embryos betrifft, doch ebenso gut hier Anwendung finden kann: „Dieselbe leitet sich damit ein, dass Zellen der mittleren Schicht eine blasige Umwandlung erleiden, indem die periphere Schicht des Protoplasma sich verdichtet, während die centralen Teile flüssiger und durchsichtiger werden. Dieser Prozess betrifft erst einzelne Zellen, greift aber dann rasch weiter und führt zu einer bedeutenden Verdickung des Epithels, während gleichzeitig die oberflächlichen Cylinderzellen, ohne wesentliche innere Umänderung, unter Abplattung emporgehoben und endlich abgestossen werden. So entsteht zunächst ein Pflasterepithel, das jenem am Lippenwulste der Neugeborenen nicht unähnlich ist.“

Während dieser Periode metaplastischer Thätigkeit ist es begreiflich, dass ein hinreichender Druck in den Zellen des

cirkumanalen Integumentes entwickelt wird, um den inneren Abschnitt des Torus zu dem etwas überhängenden, lippenähnlichen Vorsprung (AE), der in Fig. 36 zu sehen ist, zusammenzudrängen und aufzuhäufen. Dieser Effekt ist besonders in der ventralen Portion des Torus deutlich bemerkbar. Gleichzeitig werden die oberflächlichen Cylinderzellen (cc) durch die unterliegenden Zellen weggeschafft, sie werden mehr weniger abgeplattet und schliesslich entweder abgestossen oder, wie Fig. 35 zeigt, zu grossen, cystenähnlichen Zellen (dc) aufgebläht, deren klarer oder nur leicht gefärbter Inhalt zusammen mit ihren grossen, runden, blassen Kernen darauf hindeutet, dass es sich in diesem Falle um einen Degenerationsvorgang handelt. Diese metaplastischen Veränderungen vollziehen sich sichtlich mehr weniger schnell, auch ist die Wachstumsrichtung der Zellen, die der Linie des geringsten Widerstandes folgt, nach aussen gewendet, so dass, wie Fig. 35 zeigt, eine plötzliche Dickenzunahme des cirkumanalen Integumentes erfolgen kann. Demnach könnte man folgern, dass der Analhöcker, besonders wenn man ihn nur an Embryonen dieses Entwickelungsstadiums untersucht, seine Entstehung nur einer sogenannten Metaplasie verdanke.

Es ist ein eigentümliches Zusammentreffen, dass beide Öffnungen, sowohl die anale wie die orale, an Embryonen dieses Alters von einem Epitheltorus von so auffallender Ähnlichkeit umgeben werden. Betrachtet man diese Anordnung von einem anderen Gesichtspunkte, so drängt sich einem die Möglichkeit auf, dass dies durchaus kein Zufall sei, sondern dass es sich eher um eine Vorkehrung der Natur handle, die sich auf die mechanische Funktion (Ausdehnung) einer Öffnung beziehen lässt, die von einem Schliessmuskel umgeben ist.

Bezüglich des weiteren Verlaufes dieses merkwürdigen Prozesses ergiebt sich aus Schnitten, die ich von der Analregion älterer Embryonen und neugeborener Kinder angefertigt habe,

dass das blasige Pflasterepithel mit dem Alter des Fötus stetig immer höher in den Analkanal vordringt und dass erst zur Zeit der Geburt oder einige Monate nach derselben das letzte embryonale Cylinderepithel ganz oder teilweise (vgl. Braun [3]) durch Pflasterepithel ersetzt ist. Gleichzeitig kennzeichnet eine Zone blasigen Pflasterepithels in der Epidermisdecke die Lage des Torus noch einige Zeit nach dem Verschwinden des Analhöckers.

Diesbezüglich ist interessant zu bemerken, dass man ein vollkommenes Gegenstück zu dem Schicksale des embryonalen Cylinderepithels, wie man es hier im Analkanal beobachten konnte, in dem embryonalen Cylinderepithel des Ösophagus menschlicher Embryonen finden kann, wie Schaffer (38) in einer jüngst erschienenen, eingehenden Arbeit über diesen Gegenstand gezeigt hat. Der einzige offenbare Unterschied zwischen diesen Vorgängen an den beiden Örtlichkeiten besteht darin, dass im Ösophagus die oberflächlichen Cylinderzellen Flimmerhaare besitzen.

Schlussfolgerungen.

1. Kloake und Perineum.

Bei menschlichen Embryonen ist der Bildungsvorgang des Perineums mit der Teilung der entodermalen Kloake nicht zum Abschlusse gebracht. Das Abwärtswachsen des Mesoderms, das diese Teilung zu stande bringt, ist ein lebhafter Wachstumsvorgang, besonders in der Umgebung der kranio-ventralen Partie der entodermalen Kloake. Sobald dieses mesodermale Gebilde die äussere Körperoberfläche erreicht, spezialisiert es sich mehr

und führt zur Entstehung einer äusseren, höckerartigen Vorragung, des Genitalhöckers. Bevor es zur vollständigen Teilung der entodermalen Kloake kommt, erscheint ein Herd mesodermaler Wachstumsthätigkeit in der Gegend hinter der Kloake und bewirkt die Bildung einer umschriebenen, niedrigen Erhebung des Oberflächensaumes am dorsalen Ende der Kloakenfurche, welche Reichel als Analhöcker bezeichnet hat.

Das Auftreten des primitiven Perineums an der äusseren Körperoberfläche bedingt eine Trennung des Sinus urogenitalis vom Darmkanal und die Einpflanzung ihrer unteren Enden in das Ektoderm. Streng genommen sind Rektum und Sinus urogenitalis in diesem Zeitpunkte nicht ganz unabhängig voneinander, da ihre unteren Enden, gemeinsum mit dem primitiven Perineum, am Boden der Einsenkung der Kloakenfurche und der Fissura ani gelegen sind. Dieses Stadium könnte man das Monotremen-Stadium nennen und die Kloakenfurche und die Fissura ani als eine ektodermale Kloake betrachten.

Mit der fortschreitenden Entwickelung bringt das Wachstum des Anal- und des Genitalhöckers eine Unterteilung der ektodermalen Kloake und gleichzeitig die Vervollständigung des definitiven Perineums zu stande. Beim männlichen Geschlecht bewirkt die Unterteilung der ektodermalen Cloake eine Obliteration der perinealen und der proximalen urogenitalen Teile der Kloake; eine mediane Raphe auf dem Perineum, Scrotum und Penis kennzeichnet bleibend die Stelle, an der die Obliteration stattgefunden hat. Beim weiblichem Geschlechte führt die Unterteilung der ektodermalen Kloake nur zur Obliteration der seichten Perinealpartie, während die Urogenitalpartie der Kloake bestehen bleibt und zum Vestibulum wird, in welches sowohl die Urethra wie die Vagina sich öffnen.

Schliesslich stellen die mediane Raphe des Perineums, resp. des Scrotums und des Penis sowie das Vestibulum vaginae ob-

literierte und nicht obliterierte Teile einer ektodermalen Kloake oder die phylogenetische Kloake der Placentarier dar.

2. Der Analhöcker.

Ein lokalisiertes, lebhaftes Wachstum des Mesoderms in der Gegend hinter der Kloake führt zu einer Vorwulstung des Integumentes, deren Form während der kurzen Zeit, in der sie ein Merkmal embryonaler Entwickelung bildet, sich fortwährend ändert, und die als Analhöcker bezeichnet werden kann.

Die Formveränderung, die in verschiedenen Wachstumsstadien des Analhöckers zu beobachten ist, zeigt ein allmähliches Fortschreiten von einem Paar oberflächlicher Erhebungen oder Höckerchen zu Beginn der fünften Woche bis zur Bildung eines vollständigen ringförmigen Wulstes des Integumentes rings um den definitiven Anus in der zehnten Woche. Das Vorwärtswachsen des Analhöckers und die Verschmelzung seiner beiden Hälften vor dem Proctodaeum scheidet das Proctodaeum von der ektodermalen Kloake und bringt die Bildung des definitiven Anus und des definitiven Perineums zum Abschluss. Der Analhöcker bewirkt mit anderen Worten die Vereinigung des primären Endes des Rektums im Fissura ani-Stadium mit einem Endabschnitt von ektodermalem Ursprung (Proctodaeum), der die dorsale Partie der ektodermalen Kloake darstellt.

Die Histogenese des Analhöckers zeigt, dass der mesodermale Anteil der Sitz der Anlage des Sphincter ani externus[1]) ist, und bringt die innige Beziehung, die zwischen der Anlage des Sphinkter einerseits und der Form des Analhöckers andererseits beruht, deutlich zum Ausdruck. Sie ergiebt ferner, dass die mesodermale Wachstumsthätigkeit im Höcker von einem gesteigerten Wachstum des Ektoderms an der Oberfläche begleitet ist, welches die Bildung eines embryonalen Torus von blasigem

[1]) Fleischmann (9) macht dieselbe Angabe.

Pflasterepithel rings um die Analmündung zur Folge hat, welcher Torus als ringförmiger Analhöcker noch fortbesteht, nachdem der Mesodermanteil des Höckers schon verschwunden ist.

Aus diesen Voraussetzungen lässt sich der Schluss ziehen, dass die verschiedenen Stadien, die bei der Entwickelung des Analhöckers sichtbar werden, die jeweilige Entwickelungsphase des Sphincter ani externus nach aussen zum Ausdrucke bringen, eine Anschauung, wie sie ganz ähnlich von Rathke in seinen „Abhandlungen" vom Jahre 1832 geäussert worden ist.

Erklärung der Tafeln.

Allgemeine Bezeichnungen:

A Anus.
AE Analhöcker.
AP Analplatte.
B Blutgefäss.
BL Anlage der Blase.
C Chorda.
CE Steisshöcker.
CF Kloakenfurche.
Cf Schwanzfaden.
CL Kloake.
CM Kloakenmembran.
CMF Anlage der Ringmuskelfasern.
E Epitrichium.
EC Ektoderm.
ER Ektodermleiste.
ET Ektodermhörnchen.
FA Fissura ani.
G Clans.
GE Genitalhöcker.
GF Genitalfalte.
GL Geschlechtswulst.
Gl Keimlager.
HN Hämorrhoidaläste des Nerv. pudendus.
LE Linke untere Extremität.
LMF Anlage der Längsmuskelfasern.
M Rückenmark.
MES Mesenchym.
MM Anlage der Muscularis mucosae.
P Proktodäum.
PC Peritonealhöhle.
PCC Anlage des Musc. pubococcygeus.
PF Präputialfalte.
PN Nervus pudendus.
PP primitives Perineum.
PR Recessus praecaudalis.
Pr Anlage des Musc. puborectalis.
R Rektum.
RE Rechte untere Extremität.
RP Raphe Perinei.
Rp Raphe penis.
Rpl Rektalplatte.
RS Raphe scroti.
S Skrotum.
SA Anlage des Sphincter ani externus.
SAp Anlage des Sphincter ani externus prof.
SAs Anlage des Sphincter ani externus superfic.
SU Sinus urogenitalis.
T Schwanz.
U Umbilicus.
UC Urogenitalspalte.
UP Urogenitalplatte.
UR Ureter.
WD Wolffscher Gang.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 5/6, Fig. 1—13.

Fig. 1a. Schwanzende eines Embryos von 13 mm. RE zeigt auf die Schnittfläche der rechten unteren Extremität. ×12.

Fig. 1b. Kaudale Ansicht des Genitalhöckers desselben Embryos nach Entfernung des Schwanzes. lo die längliche Öffnung an der ventralen Oberfläche des Genitalhöckers, die durch Maceration der Kloakenplatte und des Entoderm-Belages der entodermalen Kloake entstand. m Medullarkanal. ×12.

Fig. 2a. Frontalansicht eines Embryos von 19 mm. ×5.

Fig. 2b. Genitalregion desselben Embryos. ×10.

Fig. 3. Schwanzende eines Embryos von 17,5 mm. ×12.

Fig. 4. Genitalregion eines Embryos von 21 mm. ×12.

Fig. 5. Genitalregion eines etwas älteren Embryos von derselben grössten Länge. ×12.

Fig. 6. Schwanzende des Embryo T. 23 mm. ×10.

Fig. 7. Genitalregion eines Embryos von 26 mm. ×10.

Fig. 8. Genitalregion eines männlichen Embryo von 31 mm. PP (primitives Perineum) weist zugleich auf Reichels „perineale" (Kloaken-) Furche. ×10.

Fig. 9. Genitalregion eines weiblichen Embryo von 39 mm. pa, primitiver Anus. PP weist auf die vereinigten Anteile des Analhöckers AE und der Genitalfalten GF. ×9.

Fig. 10. Genitalregion eines männlichen Embryos von 46 mm. ×8.

Fig. 11. Genitalregion eines männlichen Embryos von 58 mm. ×6.

Fig. 12. Eine ventrale Ansicht der Genitalregion eines weiblichen Embryos von 62 mm. ×6.

Fig. 13. Genitalregion eines weiblichen Embryos von 82 mm. fc Anlage des Frenulum clitoridis. ×5.

Tafel 7/8, Fig. 14—22.

Fig. 14. Schwanzregion von Schnitt 583 der Horizontalserie des Embryo KS. (I. Anatom. Institut.) Pikrinsublimat. Hämatoxylin-Eosin. asm mediane

Sakralarterie. cm coccygeales Myotom. cnp coccygealer Nervenplexus. id intervertebrale Bandscheibe. isa intersegmentale Arterie. sg Spinalganglion. snp Äste vom Sakralnervenplexus. vsm mediane Sakralvene. ×80.

Fig. 15. Schwanzregion von Schnitt 704 der Horizontalserie von Embryo S 2 (I. Anatom. Institut). Pikrinsublimat, Cochenille-Alaun. ×80.

Fig. 16. Schwanzregion von Schnitt 662 der Horizontalserie eines Embryo von 15 mm. (Prof. Schaffer.) Sublimat. Hämalaun-Eosin. ×80.

Fig. 17. Profilrekonstruktion der Gebilde in der Medianebene des Schwanzendes desselben Embryos. ×50.

Fig. 18. Urogenitalregion von Schnitt 624 derselben Serie. ×40.

Fig. 19. Urogenitalregion von Schnitt 630 derselben Serie. ×80.

Fig. 20. Kloakenregion von Schnitt 647 derselben Serie. ×80.

Fig. 21. Kloakenregion von Schnitt 651 derselben Serie. ×160.

Fig. 22. Postkloakale Region von Schnitt 655 derselben Serie. ×160.

Tafel 9/10, Fig. 23—30.

Fig. 23 a—d. Peripherer Teil der ventralen Oberfläche des Genitalhöckers vom Embryo KS. a) Schnitt 537. b) Schnitt 538. c) Schnitt 541. d) Schnitt 545. ×160. (Vergl. auch mit Fig. 18 u. 19 Gl.)

Fig. 24. Mediane Sagittalansicht des Schwanzendes des Embryos von 19 mm. (Eigene Sagittalserie) aus einer Reihe von Schnitten kombiniert. Pikrinsublimat. Hämatoxylin-Eosin, abwechselnd mit Hämatoxylin-Kongorot. ur Urachus. ×40.

Fig. 25. Linkes Analhöckerchen von Schnitt 267 derselben Serie. Hämatoxylin. Kongorot. ×80.

Fig. 26. Sechster Schnitt vom Objektträger 70, Diagonalserie vom Embryo T. (I. Anatom. Institut.) Pikrinsublimat. Hämatoxylin-Kongorot. gsn grosser Hüftnerv. ha Arteria hypogastrica. ilc Arteria iliaca communis. ile Arterie und Vena iliaca externa. ipr Schambeinast. md Müllersche Gänge. oi M. obturatorius internus. pa Arteria pudenda. pyr Musc. pyriformis. sac Kreuzbein. sg sakrale und spinale Ganglien. Isn I. Sakralnerv. sym N. sympathicus. vc Vena cava. wb, unteres Ende des Wolffschen Körpers. ×14.

Fig. 27. Analregion drei Schnitte kaudalwärts von Fig. 26. Hämatoxylin-Säurerubin. dw vw, dorsale und ventrale Wand des Proktodäum. sm, oberflächliches Mesenchym der dorsalen Wand des Proktodäums, die durch die medio-dorsalen Portionen der SAp-Anlagen vorwärts geschoben worden ist. ×80.

Fig. 28. Analregion des nächsten Schnittes kaudal von Fig. 27. Hämatoxylin-Kongorot. ×80.

Fig. 29. Zwei Schnitte kaudal von Fig. 28. ×80.

Fig. 30. Zwei Schnitte kaudal von Fig. 29. ×80.

Fig. 34

Fig. 31

Fig. 35

Fig. 32

Fig. 33

Lichtdruck von Albert Frisch, Berlin W.

Tafel 11/12, Fig. 31—36.

Fig. 31. Zwei Schnitte kaudal von Fig. 30. × 80.

Fig. 32. Analregion von Schnitt 279, Frontalserie eines Embryo von 30 mm. (Prof. Schaffer.) Pikrinsublimat. Hämalan-Kongorot. bc, Musc. bulbocavernosus. ct, Bindegewebe. × 80.

Fig. 33. Analregion von Schnitt 289 derselben Serie. ct. Bindegewebe. rs die embryonale oder transitorische Raphe des Sphincter externus, welche in diesem Entwickelungsstadium eine Fortsetzung der medianen Raphe des Levator ani ist. × 80.

Fig. 34. Analregion eines Embryos von 60 mm. Frontalschnitt, Zenkers Fl. Hämatoxylin-Eosin. cc dc vpe (s. Beschreibung der nächsten Abbildung). fes, Anlage der fibro elastischen Scheide von Holl. met, die Übergangsstelle zwischen Ektoderm und Entoderm, an der die sog. Metaplasie von Cylinderepithel in Pflasterepithel sich abspielt. × 80.

Fig. 35. Analkanal eines Embryos von 66 mm. Frontalschnitt, Müllers Fl. Hämalaun-Eosin. cc, oberflächliche Cylinderzellen, die durch die metamorphosierten intermediären Zellen abgestossen werden. dc degenerierte blasenartige Cylinderzellen. pe intermediäre Zellen des geschichteten Cylinderepithels, die sich in Pflasterzellen umgestaltet haben. sce geschichtetes Cylinderepithel. vpe blasiges Plattenepithel des Analhöckers. × 160.

Fig. 36. Epithel der Analmündung von einem Schnitte derselben Serie, der weiter ventralwärts gelegen ist. (Bezeichnungen wie für Fig. 35.) × 175.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Born, G., Entwickelung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugetieren. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsg. Bd. 3. 1893.
2. Bowen, John T., The epitrichial Layer of the human Epidermis. Anat. Anzeiger. Nr. 13, 14. 1889.
3. Braun, W. O., Untersuchungen über das Tegument der Analöffnung. Inaug.-Diss. Königsberg 1901. S. 41.
4. Disse, J., Untersuchungen über die Umbildung der Kloake und die Entstehung des Kloakenhöckers bei Talpa europaea. Anat. Hefte, I. Abteil. Bd. 27, Heft 2. 1905.
5. Eberth, C. J., Handbuch der Anatomie von Bardeleben. Die männlichen Geschlechtsorgane. Bd. VII. 2. Teil: Abteil. II. 1904, S. 294.
6. Ebner, V. v., Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. umgearbeitete Auflage. 3. Bd. von Viktor v. Ebner. 1902. Bd. 3, S. 8, 493.
7. Ecker, A., Icones physiologicae. Leipzig 1859.
8. Eggeling, H., Zur Morphologie der Dammmuskulatur. Mit Nachtrag. Morpholog. Jahrb. XXIV, Heft 3 u. 4. 1896. S. 598 u. 599.
9. Fleischmann, A., Kloake und Phallus der Amnioten. Morphogen. Studien. Morph. Jahrb. Bd. 30. Heft 6. 1902. S. 660, 661, 664. Separatabdruck S. 124, 125 u. 128.
10. Gegenbaur, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Leipzig 1896. Bd. 2, S. 182.
11. Herzog, Fr., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte und Histologie der männlichen Harnröhre. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 63, 1904. S. 717 bis 719.
12. Hogge, A., Muscles sphincter urogenital et sphincter rectal. Compt. rend. de l'Assoc. des Anatomistes. Liège 1903.
13. —, Recherches sur les muscles du périnée et du diaphragme pelvien, sur les glandes dites de Cowper et sur le developpement de ces organes. Annales des maladies des organes genito-urinaires. Nos. 15 juillet, 1 août, 15 août 1904.

14. Holl, M., Die Muskeln und Fascien des Beckenausganges. Handbuch der Anatomie von Bardeleben. Bd. VII, II. Teil. Abteilung II, 1897.
15. —, Die Muskeln im Beckenausgange. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsges. Bd. 11, 1901.
16. Keibel, Fr., Zur Entwickelungsgeschichte des menschlichen Urogenitalapparates. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsges. 1896, S. 82, 83, 87, 93 bis 94, 96, 104—106, 126, 129—130, 133 u. 135.
17. Klein, Zur Kenntnis des Baues der Mundlippen des neugeborenen Kindes. Sitzungsber. d. Wien. Akad. mathem. naturw. Kl. Bd. 58. Dezemberheft 1868.
18. Koelliker, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1879. S. 807.
19. Kollmann, J., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen. Jena 1898. S. 349—350, 438.
20. Maurer, Die Entwickelung des Darmsystems. Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere von Hertwig. 6.—8. Lieferung. 1903. S. 220 bis 221.
21. Minot, Char. S., Human Embryology. New York 1897. S. 552.
22. Mihálkovics, G. v., Untersuchungen über die Entwickelung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschr. f. Anatomie u. Histologie. Bd. 2. 1885. S. 312—313.
23. Nagel, W., Über die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 34. 1889. S. 379.
24. —, Über die Entwickelung der Urethra und des Dammes beim Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 40. 1892. S. 282—283.
25. —, Handbuch der Anatomie von Bardeleben. Die weiblichen Geschlechtsorgane. Bd. VII. II. Teil, Abt. II. 1896. S. 22—27.
26. —, Über neuere Arbeiten auf dem Gebiete der Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsges. Bd. 12. 1902. S. 194—199.
27. Neustätter, O., Über den Lippensaum beim Menschen, seinen Bau, seine Entwickelung und seine Bedeutung. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. 29. 1894.
28. Neumann, E., Die Metaplasie des fötalen Ösophagusepithels. Fortschr. der Medizin. Bd. 15. Nr. 10. 1897.
29. Popowsky, J., Zur Entwickelungsgeschichte der Dammmuskulatur beim Menschen. Anat. Hefte. Bd. 12. Heft 38. 1899.
30. Rathke, H., Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgeschichte der Tiere. I. Teil, Leipzig 1832. S. 63—64.
31. Reichel, P., Die Entwickelung des Dammes und ihre Bedeutung für die Entstehung gewisser Missbildungen. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn. Bd. 14. 1888.
32. —, Die Entwickelung der Harnblase und Harnröhre. Verh. d. phys.-med. Ges. in Würzburg. F. 7. Bd. 27. Nr. 4. 1893.
33. —, Die Entstehung der Missbildungen der Harnblase und Harnröhre an der Hand der Entwickelungsgeschichte bearbeitet. Arch. f. klin. Chirurgie. Bd. 46. Heft 4. 1893, S. 780- 781.

34. Retterer, Ed., Sur l'origine et de l'évolution de la région urogénitale des mammifères. Jour. de l' Anat. et de la Physiol. 1890, S. 160—174.
35. Rosthorn, A. v., Unvollkommene Kloakenbildung (Fistula rectovestibularis) bei gleichzeitiger normaler Ausmündung des Darmes. Sep.-Abdr. aus der Wiener klin. Wochenschr. 1890. Nr. 10.
36. Schäfer, E. A., Quains Anatomy. Embryology. Vol. I. Part. I. 1898. S. 128.
37. Schaffer, J., Beiträge zur Histologie und Histogenese der quergestreiften Muskelfasern des Menschen und einiger Wirbeltiere. Sitzb. Akad. Wiss. Wien. Bd. 102. Abt. 3. 1893.
38. —, Die oberen kardialen Ösophagusdrüsen und ihre Entstehung. Nebst Bemerkungen über Epithelmetaplasie. Virchows Arch. f. path. Anat. u. Phys. u. f. klin. Med. Bd. 177. 1904.
39. Schultze, O., Grundriss der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1897, S. 346, 442.
40. Thompson, P., The Myology of the Pelvic Floor. London 1899.
41. Tourneux, F., Sur le developpement et l'évolution du tubercle génitale chez le foetus humain dans les deux sexes. Journ. de l'Anat. et de la Phys. Vol. XXV. 1889. S. 239.

Aus dem anatomischen Institut zu Lund und dem Laboratorium der Nervenklinik des Seraphimerlazaretts zu Stockholm.

ÜBER SPINALGANGLIENZELLEN UND MARKSCHEIDEN.

ZUGLEICH EIN VERSUCH DIE WIRKUNGSWEISE DER OSMIUMSÄURE ZU ANALYSIEREN.

VON

EINAR SJÖVALL,

STOCKHOLM.

Mit 25 Abbildungen auf den Tafeln 13/17.

Gegenstand dieser Untersuchung sind hauptsächlich die eigentümlichen Netzbildungen, welche letzterer Zeit an verschiedenen Zellenarten beobachtet worden sind, und zwar besonders in Nervenzellen; Netzbildungen, welche unter verschiedenen Namen wie: »Binnennetz«, »apparato reticolaro interno«, »trophospongium« etc. beschrieben worden sind. Daneben berührt die Untersuchung jedoch auch die Markscheiden der Nervenfasern und zwar, weil sie ein gutes Vergleichsmaterial mit obengenannten Netzbildungen erbieten. Die Beobachtungen, mit welchen ich, wie ich hoffe, auf Grund dieser Untersuchung die Diskussion dieses Gegenstandes bereichern kann, sind im Wesentlichsten auf zwei Wegen gewonnen worden, teils nämlich durch den Versuch zu analysieren, wie die angewandten Behandlungsmethoden — besonders die mit Osmiumsäure — auf die Ganglienzellen und Nervenfasern einwirken, teils auch dadurch, dass ich der embryonalen Entwickelung der fraglichen Bildungen mit verschiedenen Methoden gefolgt bin.

Historische Darstellungen über die genannten Binnennetze liegen wie bekannt schon bei Holmgren (45) und Misch (58) vor. Beide Darstellungen sind besonders ausführlich und vervollständigen einander aufs beste, — indem Holmgren das Problem von seinem besonderen Standpunkte aus betrachtet und untersucht, in welchem Mafse die Beobachtungen anderer Verfasser sich mit seiner Auffassung vereinigen lassen, während Misch im grossen ganzen eine objektive Darstellung der divergierenden Ansichten liefert. Ich will trotzdem nicht ganz unterlassen, selber eine derartige Übersicht zu geben; ich will nämlich den Versuch machen, besonders die Hauptzüge in der betreffenden

Diskussion wie sie sich mir darbieten etwas mehr markiert, als meiner Auffassung nach in den vorhergehenden Historiken geschehen ist, hervorzuheben. Ich konzentriere mich sonach zunächst auf die Entdeckung der Binnennetze und auf die Diskussionen zwischen den verschiedenen Entdeckern, um danach zu zeigen, wie eine ganze Reihe späterer Beobachtungen mehr oder weniger genau mit der einen oder anderen der divergierenden Grundanschauungen übereinstimmen, welche schon vorher bei den Entdeckern zu finden sind, und weise schliesslich auf die neu hinzukommenden Beobachtungen und Anschauungen hin, welche des ferneren dazu beigetragen haben, die Diskussion zu vertiefen — und das Problem zu komplizieren.

I.

Richten wir also unsere Aufmerksamkeit auf die Entdeckung der fraglichen Bildungen in den Nervenzellen, so sehen wir, dass es Golgi (29) ist, dem die Ehre zukommt, der Erste gewesen zu sein, einige Mitteilungen darüber gemacht zu haben. Am 19. April 1898 legte er nämlich der medico-chirurgischen Gesellschaft zu Pavia das Resultat seiner ersten Beobachtungen betr. dieser Bildungen vor. Genau gleichzeitig damit — sogar einen Tag früher (d. 18./4. 1898) — demonstrierte Ballowitz (4) vor der Versammlung der Anat. Gesellschaft zu Kiel einige von ihm entdeckte Bildungen, eine Entdeckung, die zwar nicht die Nervenzellen, sondern die Zellen der Membrana Descemeti betraf, aber doch immerhin mit den Befunden in den Nervenzellen in einen solchen Zusammenhang gebracht wurde, dass sie hier nicht unerwähnt gelassen werden dürfen. Bald darauf kamen, vollständig unabhängig von den Entdeckungen Golgis und Ballowitz', Mitteilungen von Holmgren (39) und Nelis (59) über Struktureigentümlichkeiten in den Nervenzellen,

welche sie — jeder für sich — beobachtet hatten und als vorher noch nicht in der Literatur beschrieben schildern.

Wir sehen sonach, wie nicht weniger als vier verschiedene Forscher ungefähr gleichzeitig bis dahin unbekannte Strukturdetails finden, welche wenigstens soviel Ähnlichkeit zeigen, dass sie miteinander verglichen werden können. Wir fragen nun: Welche ist die Morphologie der neu entdeckten Bildungen, welche Auffassung haben die verschiedenen Entdecker von der Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Befunden, und welche Auffassung haben sie schliesslich von der Bedeutung der fraglichen Struktur?

Hören wir, zur Beantwortung der ersten Frage, die eigene Beschreibung der resp. Verfasser.

Golgi (29) beschreibt seinen Fund als ein elegantes Netz, das eine so charakteristische Morphologie besitzt, dass sogar feine Fragmente, die demselben zugehören, mit Sicherheit identifiziert werden können. Diese charakteristischen Eigenschaften betreffen teils die Farbe, teils die allgemeine Anordnung und teils die einzelnen Teilstücke. Die Farbe, welche die Netzfäden annehmen, ist eine typische, gelbliche (Färbung: siehe unten). Betreffend die allgemeine Anordnung bemerkt man, teils dass das Netz in seinem Ganzen eine mit der zugehörigen Zelle übereinstimmende Konfiguration hat, teils, dass es peripherisch um das Netz eine Zellenzone gibt, die beständig frei von Netzteilen ist, und dass die Netze eine gute Abgrenzung gegen diese peripherische Zellenzone haben, während in die zentralen Teile der Zellen das Netz Ausläufer verschieden tief einschickt. Es handelt sich sonach um »une particularité d'organisation tout à fait interne des cellules nerveuses«. Was nun das Charakteristische in den Netzfäden selbst betrifft, so besteht dieses in ihren meistens band- oder fadenförmigen Aussehen, ihrer Art sich zu teilen und zu anastomosieren, ihrem oft schlingrenden Verlauf und schliesslich darin, dass in den Knotenpunkten des Netzes

rundliche kleine Platten, die im Zentrum durchsichtig sind, vorkommen. — Golgi stellt diese Netze dar, teils durch seine unveränderte schnelle Chromsilbermethode, teils durch einige kleine Modifikationen derselben.

Die hier gegebene Beschreibung betrifft allerdings nicht Spinalganglienzellen, sondern Purkinje'sche Zellen, aber schon in derselben Mitteilung macht Golgi die Bemerkung, dass er in den ersteren ein analoges Netz konstatiert habe, und im Juli desselben Jahres berichtet Golgi (30) in der medico-chirurgischen Gesellschaft zu Pavia ausführlich über dasselbe. Er betont daselbst die prinzipielle Ähnlichkeit, aber hebt auch gewisse spezielle Verschiedenheiten hervor, besonders die, dass die fragliche Bildung hier vielmehr ein unregelmäfsiges Geflecht von Fäden zu bilden scheine. Er beobachtet jedoch auch hier — und zwar um so deutlicher, je älter das Tier ist, von dem die Ganglien stammen — die Verbindungsfäden, die sonach zeigen, dass es sich auch hier um eine Netzstruktur handelt. Auch die speziellen Fäden weisen Ungleichheiten auf; gewisse Teile sind sehr fein und ziemlich regelmäfsig, andere haben charakteristische Erweiterungen und Einschnürungen und sind mit kleinen seitlichen Ausläufern versehen, welch letztere entweder mit einer Anschwellung endigen oder aber sich in anderen Fäden fortsetzen.

Ballowitz (5) hat, wie erwähnt, im Epithel der Membrana elastica posterior des Auges eine Bildung gefunden, die bei Behandlung mit gewöhnlichem Eisenhämatoxylin sichtbar wird und die mit den in den Nervenzellen gemachten Entdeckungen verglichen worden ist. Er findet nämlich in den genannten Zellen stets Zentralkörper und diese von einer grossen, gut markierten Bildung umgeben, die von ihm wie eine Sphäre aufgefasst wird und im übrigen sehr interessante Relationen zum Zellenkerne aufweist. Diese Zellensphäre zeigt nun selten einen gleichmäfsig abgerundeten Rand, sondern gewöhnlich »kleinere oder grössere

Vorsprünge, Zacken oder ausgezogene Ecken«, eine Unregelmäfsigkeit, die ihren Grund in der eigentümlichen Sphärenstruktur hat, welche der Verfasser gefunden hat. Er zeigt nämlich, dass die Sphäre von einem Gerüst von Fäden und Strängen durchsetzt ist, welche sich verzweigen und anastomosieren, indem sie einen »lockeren Faserkorb« oder ein »Korbgerüst« bilden, das hauptsächlich die peripherische Partie der Sphäre einzunehmen scheint. Die diesen Sphärenkorb aufbauenden Fäden verlaufen grösstenteils in ausgesprochenen Windungen und zeigen nicht selten Winkelbiegungen, so dass scharf hervortretende Ecken entstehen. Sie sind übrigens von verschiedener Dicke und oft mit Verbreiterungen und kleinen plattenartigen Verdickungen versehen.

Was die Beobachtungen Holmgrens betrifft, so teilt er diese erst in einer Nachschrift zu seiner Arbeit über Spinalganglienzellen bei Lophius (39) (Mai 1899) mit. Ich beziehe mich jedoch hier auf die ausführlichere Beschreibung, die er etwas später (40) (Juli) in demselben Jahre gibt. Die von ihm gefundenen Bildungen kommen zum Vorschein bei Fixierung mit pikrinsaurem Sublimat und Färbung mit Toluidin-Erythrosin[1]), wurden in den Spinalganglienzellen beim Kaninchen beobachtet und bestanden aus feinen, gleichdicken Röhrchen, die zahlreich direkt miteinander kommunizierend, »ein geschlossenes und ziemlich dichtes Netzwerk« bildeten. Hier und da, findet der Verfasser, stehen diese Röhrchennetze in Verbindung mit perizellulär lokalisierten Röhrchen. Die meisten Zellen in den fraglichen Ganglien besitzen solche Netzwerke, doch beobachtet Holmgren besonders in einigen grösseren oder mittelgrossen Zellen, dass die Röhrchen »etwas anders gestaltet« hervortreten und kann danach, wie er später deutlich hervorhebt (45) »zwei verschiedene Modifikationen . . . . . auseinanderhalten, nämlich

[1]) Später hat er diese jedoch mit zahlreichen verschiedenen Fixierungs- und Färbungsmethoden darstellen können.

teils ein vergleichsweise dichteres Netzwerk von feinen parallelwändigen Kanälchen, teils ein mehr lockeres Netz aus teilweise breiten, spaltenähnlichen Röhrchen« (die etwas anders gestalteten Bildungen). Diese beiden Modfikationen sieht er jedoch hier und da mit extrazellulären Spalten zusammenhängen.

Was nun schliesslich den vierten der Entdecker, Nelis, betrifft, erschien seine Mitteilung ebenfalls in der ersten Hälfte des Jahres 1899 (59), und seine Untersuchungen berühren besonders die Spinalganglienzellen beim Hunde nach Sublimatfixierung und Eisenhämatoxylinfärbung. Die neue Bildung, die er beobachtet, besteht laut seiner Beschreibung aus ungefärbten, gleichdicken, auf verschiedene Weise gewundenen, aber niemals winkelförmig gebogenen Fäden, welche niemals miteinander anastomosieren und beständig »une nature intracellulaire« besitzen. — Unter verschiedenen pathologischen Zuständen sollen diese Bildungen bedeutend mehr prägnant hervortreten.

Dies war also in aller Kürze eine Beschreibung des morphologischen Charakters der neu entdeckten Struktureigentümlichkeiten und es dürfte daraus hervorgehen, dass in den Darstellungen der verschiedenen Verfasser nicht wenige und teilweise recht wichtige Unterschiede zu Tage treten. Und wenn wir nun zur Beantwortung der Fragen übergehen, welche Meinung die vier verschiedenen Entdecker von der gegenseitigen Übereinstimmung ihrer Befunde hegen und welche ihre Auffassung von der Bedeutung der neuen Bildungen ist, so finden wir auch, dass es ebensoviele Meinungen wie Autoren gibt, wenigstens insofern, als keiner der vier Entdecker eine Meinung hat, die vollständig mit einer der anderen übereinstimmt.

Kehren wir also zunächst zu Golgi zurück! — Wir finden dann, dass er keineswegs geneigt ist, seine Entdeckung mit den anderen zu identifizieren. Betreffend zunächst Ballowitz' Ansicht, so finden wir, dass Golgi seinen Fund nicht als einen Teil einer Zentrosphärstruktur (34) betrachten will. Ob er jedoch

Fig. 1



Fig. 2

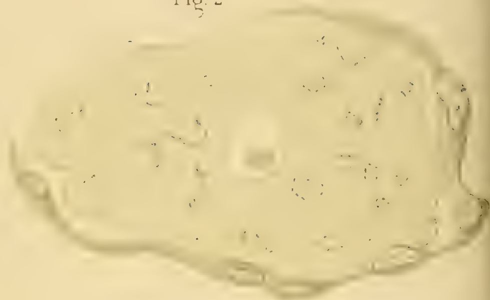


Fig. 3.



Fig. 4.

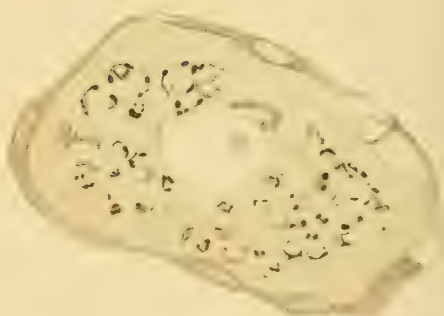
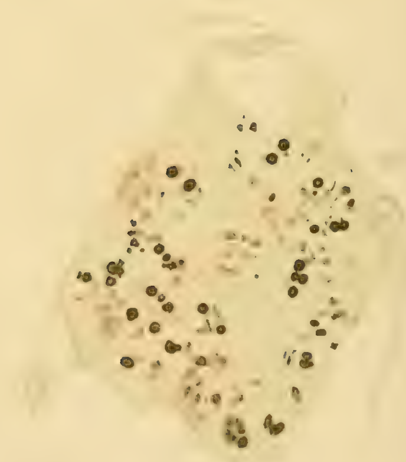


Fig. 5



Fig. 6



E. Sjövall gez.

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Fig. 7.



Fig. 8



auch rein morphologisch die Übereinstimmung zwischen den von ihm und den von Ballowitz gefundenen Bildungen gänzlich verleugnet, ist mir unbekannt, da ich leider nur durch Mischs kurzes Referat (58) [S. 355] Gelegenheit hatte, von den Ausführungen Kenntnis zu nehmen, die Golgi gelegentlich der Anatomen-Versammlung zu Lyon 1901 zu vorliegender Frage machte. — Über die Holmgrenschen Befunde dagegen äussert sich Golgi sehr kategorisch (32, 33). Er findet zwar, dass es in der Holmgrenschen Beschreibung so viel Ähnlichkeit mit seiner eigenen Darstellung gibt, dass er es als seine Schuldigkeit betrachtet, die Frage zur Diskussion zu bringen; aber als er darauf einen Vergleich zwischen Holmgrens und seinen eigenen Figuren zieht, findet er, dass: »un coup d'oeil comparatif . . suffit pour enlever tout fondement ou jugement de vraisemblance rapporté plus haut«. Eher findet er einen Vergleich mit dem von ihm und Erik Müller gefundenen endo- und perizellulären Kanälchennetzen in den Belegzellen der Magenschleimhaut berechtigt; doch fügt er unmittelbar darauf hinzu: »on voit une différence tellement énorme que le rapprochement ne peut apparaître autrement que forcé«. Besonders hebt er den prinzipiellen Unterschied hervor, dass sich diese Kanalnetze sammeln und in die gemeinsamen Ausfuhrkanäle der Drüse auslaufen, während die Bildungen in den Nervenzellen ganz und gar intrazellulär sind — ein prinzipieller Unterschied, der sich auch gegenüber den Holmgrenschen Kanälen findet. — Was schliesslich Nelis' Befunde angeht, nimmt Golgi auch diesen gegenüber einen bestimmten Standpunkt ein. Nelis' Lehrer, van Gehuchten (27), zeigte nämlich Golgi gelegentlich des Anatomen-Kongresses zu Tübingen 1899 eine Anzahl von Nelis' Präparaten, wobei dieser (Golgi) der Ansicht war, dass »die intrazellulären Kanäle von Nelis etwas ganz anderes als das intrazelluläre Netz von Golgi« wären.

Zeigt sich Golgi sonach skeptisch gegenüber der Überein-

stimmung zwischen den verschiedenen obengenannten Befunden, so ist er auch ebenso zurückhaltend betreffend die Deutung seiner endozellulären Netze. Er enthält sich nämlich, selbst auf die Gefahr hin der Hypothesophobie beschuldigt zu werden, »absolument de suivre une direction qui, malheuremement, est maintenant en grande faveur même chez les anatomistes«, d. i. die Tendenz auf noch nicht genügend umfassenden Beobachtungen Hypothesen aufzubauen, »qu'on pourrait facilement faire à ce sujet«. »Ce sera«, sagt er, »autant degagné pour la science, si, abandonnant la prétention de construire des édifices, qui trop souvent, se réduisent à des chateaux en l'air, nous nous en tenons, pour le moment, à la modeste tâche d'étudier les faits avec patience!« Warten wir also fernere Studien ab und beruhigen wir uns bis auf Weiteres mit der Gewissheit, dass, nachdem die verschiedenen Untersuchungen sichere Erkenntnis erlangt haben,sie sich wiederfinden werden »réunies dans le but commun vers lequel elles tendent«.

Es ist klar, dass der Grad von Sympathie, den man der strengen Vorbehaltsamkeit Golgis entgegenbringt, ganz und gar von der speziellen Anschauungsweise eines jeden abhängig ist. Doch können auch die mehr »Hypothesophilen« die Sache mit Ruhe nehmen, da ein grosser Teil der übrigen Forscher den Golgischen Prinzipien nicht gefolgt ist — und zwar mit dem Resultate, dass es nun eine schöne Sammlung verschiedener Hypothesen auf dem fraglichen Gebiete auf Lager gibt.

Schon Ballowitz (6), der zweite in der Entdeckerreihe, ist bedeutend mehr sanguinisch als Golgi. Allerdings erwähnt er überhaupt nicht Nelis' Fund und fügt seiner kurzen Erwähnung der Holmgrenschen Entdeckungen ohne Einwendung die Golgische Reservation gegen eine eventuelle Übereinstimmung zwischen diesen und Golgis Netzapparat hinzu. Es will also scheinen, als ob er seinen Standpunkt gegenüber diesen beiden Forschern (Nelis und Holmgren) nicht speziell fixieren

wolle. In so höherem Maſse tut er dies jedoch gegenüber Golgi. Allerdings bezieht er sich auf die von Golgis Schüler Negri dargestellten Netzapparate in gewissen Drüsenzellen und glaubt allen Anlass zur Vermutung zu haben, dass diese Bildungen mit den Netzen in den Epithelzellen der Membrana Descemeti analog sind, aber aus seiner ganzen Behandlungsweise dieser Frage geht doch hervor, dass er persönlich vollkommen überzeugt ist von der prinzipiellen Übereinstimmung auch mit Golgis eigenen Befunden in den Nervenzellen.

Wie früher erwähnt, hat nämlich Ballowitz schon in seinen ersten Mitteilungen über seine Netze diese in bestimmte Beziehungen zu den Zentralkörpern und ihre Sphären gebracht und hat schon bei dieser Gelegenheit die Vermutung ausgesprochen, dass diese »Zentroformien«, wie er sie jetzt nennt, eine mehr allgemein vorkommende Struktur seien, obgleich es uns bis jetzt noch nicht gelungen ist, dieselben an anderen Zellen als an den hierfür besonders geeigneten Epithelzellen der Membrana Descemeti darzustellen. Nun findet er, dass sich dieser Gedanke durch die Arbeiten Golgis und seiner Schüler »unerwartet früh erfüllt zu haben scheint«; »jedenfalls« fügt er hinzu, »darf ich wohl den Gedanken Raum geben, dass Golgi und ich hier bisher unbekannten Zellstrukturen, um nicht zu sagen Zellorganen, auf der Spur sind«, Zellorgane, die gewiss »für die Biologie der Zelle von nicht unwesentlicher Bedeutung« sind und deren »Zentroformie«-Natur in der M. Descemeti festgestellt und in den anderen Zellenarten, wenigstens der Drüsenzellen, wahrscheinlich ist.

Spricht sich sonach schon Ballowitz mehr positiv aus, so ist das noch mehr der Fall mit Holmgren. Schon vom Anfang an ist er überzeugt, dass Golgis Netzwerk seinen hellen Kanälchen entspricht; »die Lokalisation ist ungefähr dieselbe, die Breite der verschiedenen Teile der Golgischen Netzwerke entspricht sehr gut der Lumenweite meiner Kanälchen«, sagt er schon in

seiner ersten ausführlicheren Beschreibung (40), und in seiner nächsten Publikation einige Monate später (41) spricht er sich noch bestimmter aus, indem er nun selber mit der Golgischen Methode gearbeitet und durch die damit erhaltenen Bilder sich davon überzeugt hat, dass »die fraglichen Kanälchen auch mit dieser Methode mit extrazellulären Bahnen zusammenhängen«; auch hier ist sonach eine prinzipielle Ähnlichkeit vorhanden.

Auch mit Rücksicht auf die Nelis'schen Bilder nimmt Holmgren denselben kategorischen Standpunkt ein. In einer 1900 (43) erschienenen Arbeit erklärt er diese als »gewiss mit den von mir beschriebenen Kanälchen identisch«, und diese seine Auffassung unterstreicht er noch mehr in seiner Übersicht in Merkel-Bonnets Ergebnisse für 1901 (45), wobei er gleichzeitig hervorhebt, dass Nelis keine Verbindung solcher »Bänder« nach aussen sehen konnte. »Solche Verbindungen«, fügt Holmgren hinzu, »kommen auch nicht in allen Fällen vor, sind jedoch sehr allgemein«.

Was nun die Bedeutung der gefundenen Bildungen betrifft, so hegt Holmgren auch hierin eine bestimmte, positive Auffassung. Allerdings spricht er sich nicht gleich (40) bestimmt aus, hat aber schon jetzt eine bestimmte Auffassung von der grossen morphologischen Ähnlichkeit dieser Bildungen mit den Sekretkapillaren der Drüsenzellen, und es dauert auch nicht lange, bevor Holmgren (41) mitteilt, dass er der ziemlich bestimmten Meinung sei, dass die Kanäle lymphatischer Art sind. Die exaktere Präzission dieser Auffassung geschieht etwas später (43), wo er hervorhebt, dass, seiner Meinung nach, die Nervenzellen von zahlreichen Kapselfortsätzen durchsetzt sind, welche Lymphspalten führen, die in direkter Kommunikation mit analogen extrazellulären solchen stehen, und sicherlich, wie mehrere Umstände andeuten, von Bedeutung für den Stoffwechsel der Zellen sind. Diese Lymphspalten sind die beobachteten »Kanälchen«.

Das waren also in ihren Hauptzügen die Ansichten dreier der Entdecker, und wenn wir nun weiter hinzufügen, dass Nelis, der vierte derselben — nach einer Reservation gegen die Golgische Methode als Mittel die innere Struktur der Nervenzellen zu studieren — darauf hinweist, dass sein Befund dem Golgischen nicht entsprechen kann und dass er sein Unvermögen zugestehen muss, irgend welche Schlussfolgerungen mit Rücksicht auf die chemische und physiologische Natur der gefundenen Bildungen ziehen zu können, so sind wir hiermit am Schlusse der Schilderung der Entdeckung der fraglichen Struktureigentümlichkeiten und des Streites angelangt, der sich betreffend derselben und ihrer Bedeutung zwischen den Entdeckern selbst entwickelt hat. Wir sehen, wie verschieden die Auffassungen sind, die während dieses Streites zu Tage traten, Differenzen, die auch in der kurzen Darstellung, die Retzius (64) im November 1900 über die »mystischen und jedenfalls nur wenig eruierten Zellstrukturen« gab, besonders betont werden. Retzius selbst — ebenso wie Kölliker (53) — neigt sich der Ansicht zu, dass wir es hier mit einer Art intrazellulärer Saftwege zu tun haben, besonders seitdem er — ebenso wie Holmgren — »mehrmals beim Kaninchen Ausläufer der Netze angetroffen hat, die bis an die Zellenoberfläche reichten«; »und bei der Katze habe ich«, fährt er fort, »an solchen Netzen, die als Golgische zu bezeichnen waren, oft derartige Ausläufer gesehen«. Gleichwohl betrachtet Retzius die Frage als noch keineswegs gelöst, ebensowenig wie er die Homologie der Ballowitzschen Netze mit den Golgischen für bewiesen erachtet.

Trotz dieser vielfältig schwankenden Anschauungen glaube ich doch, dass man die verschiedenen Auffassungen — ohne allzugrosse Schematisierung — in drei grosse Hauptgruppen einrangieren kann, von welchen jede den Namen eines Entdeckers tragen kann: 1. die Golgische mit der morphologischen Auffassung Golgis und seinem Skeptizismus betreffend die Funk-

tionen der gesehenen Bildungen; 2. die Holmgrensche mit den Charaktern: helle Züge, darstellbar mit gewöhnlichen Methoden, die Zellenperipherie erreichend und vermutlich »Saftkanälchen«-Natur; 3. die Ballowitzsche mit dem Schwerpunkt: die Netze ein Teil einer Zentrosphärstruktur. — Die Nelische Auffassung will ich kaum als eine besondere Gruppe aufnehmen, teils auf Grund der Kritik, die von seiten van Benedens und van Bambekes (7) gegen dieselbe gerichtet worden ist (eine Kritik, die allerdings van Gehuchtens Glauben an die Exaktheit von Nelis Beschreibungen nicht erschüttern konnte), teils auch besonders weil, so weit mir bekannt, keiner der späteren Forscher ausser de Buch und de Moor (16) sich mehr direkt auf Nelis bezieht, und man Beobachtungen dieser Forscher — wie ich gelegentlich früher erwähnte (68) — als wenig dazu geeignet betrachten kann, die Diskussion zu vertiefen.

Wenn ich nun nämlich zu einer Schilderung des letzteren Zeitabschnittes im Streite übergehe, will ich versuchen zu zeigen, dass ein grosser Teil der folgenden Untersuchungen ungesucht in die 3 Hauptanschauungen einrangiert werden kann und also unter Hinweis darauf sehr kurz referiert werden können. So sehen wir, dass die Golgische Anschauung unverändert in den vielen Arbeiten wieder auftaucht, die eine ganze Reihe seiner Schüler ausgeführt hat, und die in der Hauptsache darauf hinausgehen, in verschiedenen Zellenarten Netzstrukturen nachzuweisen, die den der Nervenzellen analog sind. Sie sind, ebenso wie ihr Lehrer (30), augenscheinlich an die Arbeit gegangen »avec l'obstination qui résulte de la conviction qu'on n'entreprend pas une oeuvre inutile« und das Resultat ist auch geworden, dass das Vorkommen dieser Netze betreffs einer grossen Anzahl verschiedener Zellen festgestellt wurde. Von diesen Schülern Golgis will ich hier Veratti erwähnen, und zwar deshalb, weil dieser die Modifikation der Golgi-Methode erfunden hat, welche vielleicht am sichersten die frag-

lichen Netzstrukturen darstellt (81). — Im übrigen ist es besonders Soukhanoff, der verschiedene Nervenzellenarten mit der Golgischen Methodik untersucht hat, und seine Resultate, in einer Anzahl kleinerer Schriften veröffentlicht (70—74), übereinstimmen, sowohl hinsichtlich der morphologischen Schilderung des Golgischen Netzes, wie auch hinsichtlich des Skeptizismus betreffend dessen Funktionen in allen wesentlichen Teilen mit Golgis eigener Anschauung. Doch scheint es, als ob er sich allmählich etwas von derselben entfernt, indem er (74) [1903] eine gewisse Ähnlichkeit mit den Holmgrenschen Kanälen hervorhebt und sich auch der Auffassung nähert, dass die Golgischen Netzwerke »may be analogous to what Nelis calls état spirémateux«. — Auch Jaworowski (50) bekennt sich zu den Golgischen Anschauungen.

Auch hinsichtlich der zweiten der Hauptanschauungen, der Holmgrenschen, können wir uns kurz fassen. Allerdings ist die Anzahl der Verfasser, die nach Holmgren die lichten »Kanälchen«-Züge in den Nervenzellen mittelst verschiedener Methoden konstatierten, recht bedeutend und ihre Anschauungen stimmen nicht exakt mit den Charakteren überein, welche diese Gruppe auszeichnen sollten; aber anderseits sind diese Ungleichheiten doch nicht ganz bedeutend. So sind derartige lichte Züge z. B. von Studnička (76, 77), Bethe (10), Sjöbring (66), mir (67), Smirnow (69), Frau Pewsner-Neufeld (61) u. A. gesehen worden. Da jedoch durch diese Untersuchungen der Diskussion kaum irgend welche Tatsachen von grösserer Bedeutung zugeführt sein dürften, will ich nicht näher auf dieselben eingehen, sondern will des weiteren nur noch eine Sache hervorheben, nämlich dass z. B. von Bethe, Studnička und mir — wie vorher von Holmgren — hervorgehoben worden ist, dass man zwei Typen der »Kanälchen« beobachten kann und zwar zwei so verschiedene Typen, dass sowohl Bethe wie Studnicka dieselben als ganz verschiedener Art betrachtet

und ich, auch wenn ich dies nicht als erwiesen betrachtete, doch gefunden habe, dass sie »sehr von einander abweichen und keine deutlichen Übergänge in einander zeigen«; der eine stellt sich dar »als eine Bildung, die an einer oder mehreren Stellen der Zelle erscheint, oft recht gross und zuweilen alveolenartig erweitert ist und manchmal wirbelförmige Biegungen zeigt«, während der andere »als eine einfache, gewöhnlich gleichdicke Guirlande, die man mehr oder weniger vollständig um den Kern herum verfolgen kann« erscheint und hier und da mit kleinen Zweigen versehen sein kann.

Bei der dritten Anschauung, der Ballowitzschen, will ich jedoch etwas länger verweilen. Allerdings ist es meine Absicht der Bestätigung der Ballowitzschen Centroformienbefunde durch Totsuka (80) und der Mitteilung Studničkas (77) betreffend eine Beziehung zwischen den Centralkörperchen und den intracellulären Kanälchen in den Nervenzellen von Lophius piscatorius nur kurzer Erwähnung zu tun, aber ich glaube, dass es von einigem Interesse sein dürfte etwas ausführlicher auf die Befunde einzugehen, die Fürst (23,24) in den Kopf- und Spinalganglienzellen des Lachses machte. Fürst beobachtet, zuerst bei Lachsembryonen im Alter von 90—150 Tagen, in diesen Zellen nach Fixierung mit Perenyis Flüssigkeit und Färbung mit Eisenhämatoxylin ringförmige, gut begrenzte Bildungen, die in oft sehr charakteristischer Weise in den Zellen lagern. Sie liegen nämlich »im allgemeinen um den Kern herum gruppiert und mit ihrer flachen Seite nach dem Kern zu«; eine Anordnung, die sonach bewirkt, dass man in einem Querschnitt durch Zelle und Kern die Ringe meist im optischen Querschnitt sieht, während man Flächenbilder der Ringe am zahlreichsten trifft, wenn der Schnitt nicht den Zellenkern erreicht und man also einen Flächenschnitt der Zelle vor sich hat. Liegt der Kern excentrisch, so sieht man die Ringe in dem cytoplasmareicheren Teile der Zelle liegen, stets aber nach demselben Prinzipe geordnet.

(Siehe (24) Fig. 3). Die Ringe finden sich nicht in der äufsersten Zone der Zelle und nirgend fand sich eine direkte Verbindung zwischen denselben. — In analogen Zellen des ausgewachsenen Lachses hat Fürst später diese Bildungen wieder gefunden, obgleich nun mit einer der oben erwähnten verschiedenen Lagerung. Die concentrische Gruppierung ist nun verschwunden und anderseits sammeln sich nun die Ringe nicht selten in »dicken, flachen Massen oder in gebogenen und gewundenen, röhrenförmigen Reihen.« Ferner kann man nun ein anderes Element beobachten, nämlich »gewundene Fäden« ohne Verzweigungen oder Anastomosen, welche nach Fürsts Meinung »nicht nur von derselben Art wie die Ringe, sondern auch aus denselben entstanden sind, wenn sie nicht geradezu aus ihnen bestehen.«

Gelegentlich der Deutung dieses Fundes diskutiert Fürst eine Frage, die vorher allerdings von Heidenhain (35) berührt aber erst von Fürst einer gründlichen Prüfung unterzogen wurde. Diese Frage lautet: Inwiefern hat man Recht die verschiedenen oben beschriebenen Funde in Verbindung mit Bendas Mitochondrien und Heidenhains Pseudochromosomen zu stellen? Bei der Beantwortung dieser Frage geht Fürst von seinen eigenen Befunden aus und zeigt sich nicht abgeneigt einen solchen Zusammenhang zuzugeben. Er will nur auf das Bestimmteste hervorheben, dass die Ringe in den Ganglienzellen des Lachses als »ursprüngliche, einfache, nicht aus Körnern zusammengesetzte Gebilde« betrachtet werden müssen und dass diese sonach sehr wohl den Mitochondrien entsprechen können, jedoch nicht — wie man beim ersten Anblick vielleicht geneigt sein könnte anzunehmen — den Chondromiten. Eine andere Tatsache, die für ihre Ähnlichkeit mit den Mitochondrien zu sprechen scheint, ist ihr auffälliges Bestreben sich in Reihen zu ordnen. Die durch Vereinigung dieser Ringe entstandenen Röhren oder Fäden wären sonach mit Chondromiten (den Heidenhainschen Pseudochromosomen) zu vergleichen. Wenn

ein solcher Zusammenhang zwischen Fürsts Befunden einerseits und den Bendaschen und Heidenhainschen anderseits richtig wäre, - wenn auch die Heidenhainsche Auffassung richtig wäre, dass die Ballowitzschen Centroformien und Heidenhains Centralkapseln ein und dieselben Bildungen sind, und wenn auch die Ballowitzsche Auffassung richtig wäre, dass die Golgischen Netzstrukturen seinen Centroformien entsprächen, »ja, dann,« fährt Fürst fort, »wären auch nach der Deutung des Centralkapselursprungs von Heidenhain, diese sämtlichen Bildungen identisch aus einem Mitochondriengebilde abzuleiten.« Allerdings ist Fürst nicht ohne Weiteres geneigt z. B. Holmgrens oder Studnickas Funde mit seinen eigenen zu identifizieren, obgleich er sich keineswegs ganz und gar unwillig dem gegenüberstellt. Es scheint sonach laut Fürsts Meinung darauf hinaus gehen zu wollen, dass wir hier bei sämtlichen verschiedenen Befunden »einer Art von Zellkörperbildung gegenüberstehen, die aus Cytomikrosomen (Mitochonderien) entstanden sind und in gewisser Verbindung mit der Sphäre stehen«[1]; Zellbildungen von welchen wir jedoch sagen müssen, dass wir noch in vollkommener Unkenntnis über ihre Funktionen schweben.

Wir sehen sonach, dass durch die Untersuchungen der letzten Zeit die Kontraste zwischen den drei Hauptanschauungen keineswegs gemildert worden sind, sondern sich, im Gegenteil, eher verschärft haben! Und wir werden auch sehen, dass die Untersuchungen, über welche noch zu berichten ist, keineswegs zu grösserer Harmonie beigetragen, obgleich sie durch neue Methoden und neue Anschauungen die Diskussion vertieft haben. Es sind nämlich nicht weniger als drei, von einander ganz verschiedene neue Verfahrungsweisen aufgetaucht, die fraglichen Bildungen darzustellen und zwei neue Systeme, dieselben zu deuten. Die ersteren sind von Kopsch, Ramon

[1]) Im Original gesperrt.

Cajal und Holmgren, die letzteren von Holmgren und v. Bergen eingeführt worden.

Was nun zunächst Kopsch (55) betrifft, so ist die von ihm erfundene Methode zur Darstellung des fraglichen »Binnennetzes« in den spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen ausserordentlich einfach. Sie besteht nämlich nur darin, das Untersuchungsmaterial in eine 2⁰/₀ige Osmiumsäurelösung zu legen, die nach längerer Einwirkung (mehrere Tage) allmählich »genau dieselben Bilder wie mit der Methode Golgis oder der Modifikation seines Schülers Veratti« gibt — obgleich nun schwarz gefärbt. Der Wert der neuen Methode besteht lt. Kopsch darin, dass sie verhältnismäßsig sicher ist, dass sie die grosse Mehrzahl der Zellen färbt, dass sie meistens sehr vollständig die Netze in den Zellen färbt, und dass sie schliesslich die Anfertigung so dünner Schnitte, wie man wünscht, gestattet. — Durch den Schüler Kopschs, Misch (58) ist diese Methode mit Erfolg an zahlreichen Spinalganglien durch die ganze Vertebratserie (ausgenommenen Fische) hindurch versucht worden. Auch er ist in seiner Auffassung mit Golgi einig. Hinsichtlich der rein morphologischen Charaktere der schwarz gefärbten Netzfäden, sieht Misch diese oft als ein mehr oder weniger vollständig geschlossenes Netzwerk — zuweilen jedoch als Bruchstücke eines solchen mit hier und da lobularer Anordnung. — Die Fäden des Netzwerkes sind bei verschiedenen Tieren von verschiedener Dicke, »häufig machen sie einen knotigen Eindruck oder entsenden seitliche Ausläufer, die in keulenförmigen Verdickungen enden«; »bisweilen bestehen die Netzmaschen nicht aus Fäden, sondern setzen sich aus punktartigen Gebilden allein oder aus solchen abwechselnd mit den Fäden zusammen«

Bilder, analog den Golgischen intracellulären Netzen, behauptet auch Ramon Cajal teils in Pyramidenzellen bei Vertebraten, teils in verschiedenen Zellenarten bei Evertebraten dargestellt zu haben, und zwar mittels seiner neuen »photo-

graphischen Methode (17). Morphologisch zeigt sich dabei das Netz als aus moliniformen Fäden bestehend, ein Typus, der bei den Evertebraten (Lumbricus) so ausgeprägt erscheint, dass man sieht, »qu'il s'agit de cavités plus ou moins spacieuses, unies les unes aux autres par des tubes étroits, très flexueux et rarement anastomosés«. In gewissen Fällen sind die Vacuolen so dilatiert, dass man im Innern derselben einen lichten Raum sehen kann.

Lassen sich sonach die Kopsch-Mischen und Cajalschen Befunde mit den Golgischen Anschauungen vereinigen, so geht dies dagegen mit Holmgrens späterer Auffassung noch schlechter als mit seinen früheren, oben geschilderten. Wir sehen nämlich, dass Holmgren nicht bei der Anschauung stehen geblieben ist, die wir früher mit seinem Namen bezeichneten, sondern dass er auf Grund erweiterter Beobachtungen und einer neuen Methodik seine Meinung verändert hat, gerade als zahlreiche andere Forscher sich mehr oder weniger offen seinem ersten Standpunkt näherten. Gleichwohl ist dieser sein »Abfall« meines Erachtens nicht so gross, wie es oft — und nicht selten mit tendenziöser Färbung — hervorgehoben wird, sondern man kann sehr wohl das organische Hervorwachsen der neuen Anschauung aus der alten spüren. Wir sehen, dass Holmgren auch in seiner neuen Hypothese an denselben beiden morphologischen Typen der »Kanälchen« festhält, die er früher geschildert hat, dass er gleichfalls fortwährend deren prinzipiell genommen extracelluläre Natur hervorhebt und dass er auch fortwährend von der trophischen Funktion der beobachteten Bildungen überzeugt ist. Eigentlich existiert zwischen Holmgrens älterer und neuerer Anschauung nur ein Unterschied, — wenn auch von sowohl grosser wie prinzipieller Natur — nämlich, dass [wie ihm die Untersuchung am Helix (42) gelehrt hat und später nach Holmgrens Ansicht durch seine neue spezifische Trichlormilchsäure - Fuchsin - Resorcin - Methode auch bestätigt

worden ist betreffs Spinalganglienzellen bei Vertebraten] die Kanälchen nicht Teile eines frei verlaufenden Lymphsystemes, sondern vakuolisierte Ausläufer von Zellen sind, die in der Nähe liegen. Diese »Zellen zweiter Ordnung« schicken sonach zahlreiche Ansläufer in die Nervenzellen hinein, diese verzweigen sich und bilden ein reichliches Netz, das augenscheinlich eine trophische Funktion für diese »Zellen erster Ordnung« hat, deren Plasma sie durchsetzen. Die Kanälchen sind sicherlich der Ausdruck eines derartigen trophischen Aktivitätsstadiums und entstehen durch chemische und physikalische Veränderungen in den Maschen der netzbildenden Ausläufer. Das Netz ist sonach ein »Trophospongium«, die Kanälchen »Trophospongienkanälchen«, die netzbildenden Zellen »Trophocyten«. — In zahlreichen Arbeiten hat Holmgren später diese Auffassung verfochten. Ich verweise zwecks näherer Studien derselben auf die klare und leicht übersichtliche Darstellung, die er am Schlusse einer grösseren Abhandlung im vorigen Jahre (49) giebt.

Derart war die Sachlage, als ich meine Versuche begann die fraglichen Bildungen etwas zu analysieren. Seitdem hat inzwischen v. Bergen (9) eine eingehende Studie über diese Zellstrukturen herausgegeben, die ich schon jetzt erwähnen will. Ich tue dies um so lieber, als ich glaube, dass es die Diskussion meiner mit gleichen Methoden vorgenommenen Untersuchungen erleichtern wird, wenn ich sie direkt in Vergleich mit den v. Bergenschen bringe. Die Beobachtungen und Ansichten, welche wir gemeinsam haben, glaube ich durch derartige Hinweisungen auf Übereinstimmungen in grösserer Kürze mitteilen zu können, während ich mich dadurch mehr in die Gebiete vertiefen kann, wo meine Beobachtungen und Auffassungen von dem v. Bergenschen divergieren. Ich will dabei zeigen, wie die Beobachtungen und Experimente, welche durch diese Diskussion veranlasst wurden, mich schliesslich zu Resultaten führten, die mit den von Bergenschen allerdings in einigen Punkten über-

einstimmen, aber in anderen und zwar in solchen von grösster Wichtigkeit, von ihnen grundverschieden sind.

v. Bergen bedient sich besonders der Kopschschen Osmiumsäuremethode und seine Arbeit zerfällt in drei Hauptgruppen: 1) Konstatierung, dass diese Osmiumnetze in so gut wie allen Zellenarten dargestellt werden können, 2) Hervorhebung gegenüber Holmgren, dass das Osmiumnetz ganz und gar intracellulär ist und 3) Bildung einer neuen Hypothese betreffend dieses Netz. Dieser letzte Teil der v. Bergenschen Arbeit ist es, den ich nun etwas ausführlicher referieren möchte.

»Beim Streben danach, eine Deutung für diese Strukturbilder zu finden,« sagt v. Bergen, »muss einer Tatsache grundlegende Bedeutung zuerkannt werden, der nämlich, dass diese Bildungen fast niemals in allen Zellen einer und derselben Zellenart vorkommen«, und er glaubt Dank der »einfachen Handhabung« der angewandten Kopschschen Methode und der »Klarheit der mit ihr gewonnenen Bilder«, zu der Annahme berechtigt zu sein, dass dies ein direkter Ausdruck dafür ist, dass auch in dem lebenden Materiale »derartige Netzapparate nicht gleichzeitig in allen Zellen innerhalb eines und desselben Organs vorkommen«. Man kann, fährt v. Bergen fort, sich dann zwei Möglichkeiten denken: a) dass es 2 verschieden gebaute Zellentypen giebt — Zellen mit und Zellen ohne Netzapparat — oder b) dass die Bildungen nicht, wie man sich früher dachte, permanent, sondern vielmehr transitorisch sind, »dass sie bloss temporäre Existenz haben, im Verlaufe des Zellendaseins entstehen und verschwinden können.« v. Bergen schliesst sich unbedingt dieser letzteren Möglichkeit an und dies umsomehr, als er behauptet, sowohl »Entstehungsbilder« wie »Schwundbilder« der Netze konstatiert zu haben. Nach ihm sollten wir es also mit einem cyklischen Verlaufe zu tun haben, wobei die Netzapparate erst als feine Körnchen entstehen; diese ordnen sich in kürzere und später in längere Reihen, die Körnchen-

reihen verschmelzen zu Fäden, welche auf dem Gipfelpunkt der Entwickelung der fraglichen Bildung ein mehr oder weniger vollständiges Netz bilden. Die regressive Phase würde in Bildern bestehen, wo das Netz nicht mehr oder nur teilweise im Stande ist die Osmiumsäure zu reduzieren, und man sonach anstatt eines schwarzen Netzes nun lichte Züge derselben Anordnung wie die des Netzes sieht; schliesslich muss man annehmen, dass die röhrchenförmigen Lücken, die durch diese vitalen Veränderungen im Zellenprotoplasma zurückbleiben, allmählich durch Resorbtion ihres Inhalts schwinden — der Cykel ist abgeschlossen, wir haben wieder eine Zelle ohne Netzapparat.

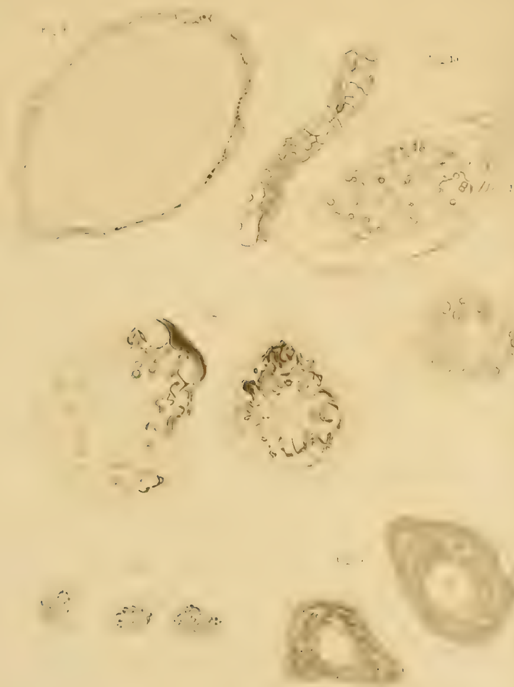
Ich kann nicht unterlassen, den Eindruck der Einfachheit und des Bindenden in v. Bergens oben angeführter Beweisführung hervorzuheben, den man beim Lesen seiner Arbeit erfährt, und es ist sehr möglich, dass ich es nicht der Mühe wert gefunden hätte, mich gegen diese Beweisführung zu opponieren, wenn ich nicht schon, als v. Bergens Abhandlung zuerst erschien (Aug.—Sept. 1904 in den Verhandlungen der »Upsala läkaresällskap«; die deutsche Übersetzung erschien erst später im Archiv f. mikr. Anat.) in meinen eigenen Untersuchungen schon so weit gekommen wäre, dass ich schon damals die Auffassung hegte, dass die von v. Bergen so gepriesene Kopsch-sche Osmiummethode allerdings schöne Bilder gäbe, ihr aber doch ein ganzer Teil Eigenheiten anheftete, welche bewirken müssen, dass man auf den verschiedenen Bildern, die man mit dieser Methode erhält, nur mit grösster Vorsicht solche Lehrsätze, wie die v. Bergenschen, aufbauen kann. Die Experimente, welche ich schon damals machte, und welche ich später des Weiteren verfolgt habe, haben mich auch darin immer mehr bestärkt; sie haben meiner Meinung nach einen Einblick in die Einwirkungsweise der Osmiumsäurelösung gestattet, und die Kenntnisse, die ich dadurch erhalten habe, haben mich zu einem von den v. Bergenschen Ansichten verschiedenen Resultate

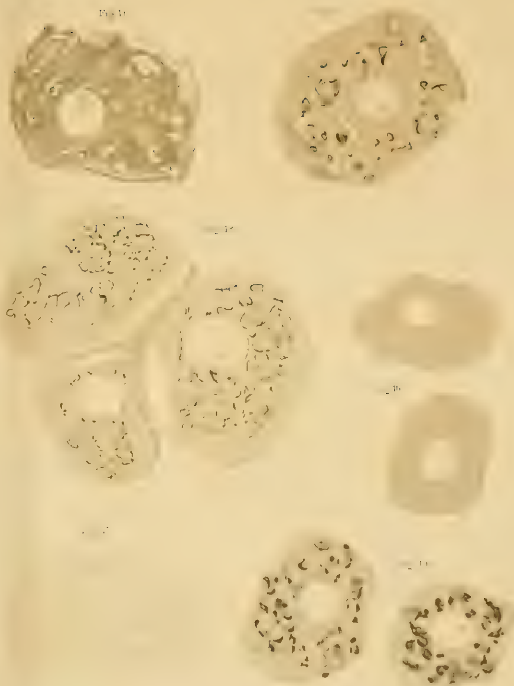
geführt, indem es mir, gestützt auf die ausgeführten Experimente, auf theoretischem Wege gelungen ist, mich zu einer Methode hervorzuarbeiten, die — wenigstens bei dem angewandten Materiale — stets schwarzgefärbte Netze in sämtlichen der vorhandenen Zellen darstellt und wo man sonach konstant »Zellen ohne Netzapparat« wie die sog. »Entstehungs-« und »Schwundbilder« des Netzes vermisst.

Wenn ich nun schliesslich zu dieser Historik hinzufüge, dass Marengi (57) Golgische Netze in den Hautzellen der Ammocoetes gefunden hat und während der verschiedenen Funktionszustände der Zellen verschiedenes Aussehen dieser Netze sehen will, und dass ausserdem Goldschmidt (28) im Anschluss an eine Zahl Beobachtungen bei Askaris einen zwar ziemlich hypothetischen aber doch ausserordentlich interessanten Versuch vorgenommen hat, verschiedene im Cytoplasma beobachtete Strukturen — darunter auch Golgis, Ballowitz' und Fürsts obenerwähnte Funde — zusammenzuführen, so glaube ich damit die wichtigsten Daten der hier diskutierten Funde in den Nervenzellen erwähnt zu haben. Ein etwas ausführlicheres Eingehen auf die Goldschmidtsche »Chromidial-Apparat«-Hypothese will ich aufschieben, bis ich über die faktischen Resultate meiner eigenen Untersuchungen berichtet habe und an den Betrachtungen mehr allgemeiner Art angelangt bin, zu welchen diese Veranlassung geben. Ich gehe also nun zu einer Beschreibung meiner eigenen Untersuchungen über.

II.

Bei meinen Untersuchungen habe ich als Material die Spinalganglien der Hühner gewählt und zwar aus zwei Gründen. Erstens einmal ist es von Kopsch und Misch besonders hervorgehoben worden, dass der Unterschied, den sie beständig zwischen den Osmiumnetzen und den Holmgrenschen Kanälen





E. Sjövall gez.

sehen wollen, nirgendswo so auffallend ist, als gerade bei den Vögeln, wo die letzteren oft »kolossale Dimensionen« annehmen, während die ersteren ausserordentlich fein sind. Nun will ja auf der andern Seite Holmgren, teils gestützt auf die Resultate, die seine Trichlormilchsäure-Fuchsin-Resorcin-Methode ergibt, teils auf Grund eigener und anderer (Retzius, Smirnow) Untersuchungen mit Golgis Methode (siehe z. B. Holmgren [47]) einen deutlichen Zusammenhang zwischen diesen beiden Bildungen sehen, und es erschien mir dann a priori am leichtesten zu beurteilen, welche der beiden Ansichten die richtige ist, wenn ich gerade das Material als Untersuchungsobjekt wählte, durch welches der eventuelle Unterschied am deutlichsten zutage trete. — Anderseits habe ich dieses Untersuchungsmaterial deswegen gewählt, weil es eben bei Hühnern ja besonders leicht ist, genügendes Material zu erhalten, um der Entwickelung der fraglichen Bildungen von den jüngsten Embryonen an bis zu den erwachsenen Tieren hinauf zu verfolgen. Und da es, abgesehen von den speziellen Untersuchungen Fürsts und den mehr vereinzelten Beobachtungen Smirnows, nur Golgi ist, der der Ontogenesis dieser Bildungen ein etwas näheres Studium gewidmet hat, so habe ich schon von Anfang an meine Untersuchungen hierauf eingerichtet.

Die Methode, die ich ebenso wie v. Bergen hauptsächlich angewendet habe, ist die Kopschsche Osmiumsäuremethode gewesen. Man kann, meine ich, Kopsch nicht genug dankbar sein, dass er uns diese Methode geschenkt hat, denn sie hat gegenüber sowohl der Golgischen Methode wie der Holmgrenschen Trichlormilchsäure-Methode zwei ausserordentlich wichtige Vorzüge; sie ist teils besonders einfach, teils leicht berechenbar in ihren Resultaten, und diese beiden Tatsachen sind beinahe unumgänglich notwendig, wenn man, wie ich es versucht habe, sich an eine fixierungs-technische Analyse heranwagen will. In diesem Zusammenhange will ich jedoch auf eine

Tatsache hinweisen, die jedenfalls mit grösserer Schärfe hervorgehoben werden muss, als es bisher geschehen ist; ich meine: der grosse Einfluss, den die Temperatur auf die Zeit für den Eintritt der Osmiumfärbung ausübt. Wir sehen, wie Kopsch findet, dass die Osmiumnetze schon nach 5 Tagen auftreten und meistens nach 8 Tagen den Höhepunkt ihrer Deutlichkeit erreichen, während v. Bergen im allgemeinen 10—12 tägige Einwirkung für empfehlenswert ansieht, und Misch mitteilt, dass er die besten Resultate nach einer 19—22 tägigen Einwirkungsdauer erzielt hat. Misch ist der Meinung, dass Temperaturdifferenzen die »wahrscheinliche Ursache« derartiger Verschiedenheiten sind, und es ist auch sehr leicht, sich davon zu überzeugen, in welch hohem Grade Temperaturverhältnisse hier eine Rolle spielen. Behandelt man bei 35° C. mit der Kopschschen Osmiumsäurelösung, so tritt Färbung schon nach 2—3 Tagen ein und nach 5—6 Tagen sind sämtliche Zellen ganz undurchsichtig schwarz gefärbt. Lässt man die Osmiumsäure bei einer konstanten Temperatur von 23° C. einwirken, so erhält man nach 8—10 Tagen schöne Färbungen, und bei sinkender Temperatur verlängert sich die Zeit für den Erhalt solcher ausserordentlich, so dass ich während der Wintermonate, wo die Temperatur im Laboratorium nachts meistens unter 15° C. fiel, die Osmiumsäure oft 30—40 Tage einwirken lassen musste und doch nur recht dürftige Färbungen erhielt. Lässt man schliesslich die Osmiumsäure bei noch niedrigerer Temperatur (7—5° C.) einwirken, entstehen noch nach $2^1/_2$ monatlicher Einwirkung keine Netzfärbungen. Ich betone dies, weil ich, nach den vorgehenden Beschreibungen zu beurteilen, solch grosse Differenzen kaum erwartete, und ich will dies umsomehr hervorheben, als ich selbst durch diese Variationen unangenehm überrascht worden bin. Ich hatte nämlich während des Sommers mit gutem Resultate die Zeit berechnet, wann eine gute Netzwirkung zu erwarten war, und glaubte, gegen den Herbst zu,

diese Zeit nur etwas verlängern zu brauchen, um ebenfalls sichere Resultate zu erhalten. Darin täuschte ich mich jedoch und erhielt mehrmals Resultate, durch welche ich, anstatt der zahlreichen Färbungen, nur spärliche solche erhielt und deswegen auch die Richtigkeit der Überlegung zu bezweifeln anfing, die hinter den gemachten Experimenten steckte. Es zeigte sich jedoch später, dass die spärlichen Färbungen ihren Grund in der zu kurzen Einwirkung der Osmiumsäure hatten. — Das beste ist sonach, die Osmiumsäure bei konstanter Temperatur einwirken zu lassen und so habe ich auch während der letzten Zeit getan, indem ich für meine Osmiumfärbungen stets einen Thermostat anwandte, der auf 23° C. eingestellt war; dass ich diese Temperatur einer höheren von z. B. 35° C. vorgezogen habe, hat seinen Grund darin, dass man bei der letzteren leicht eine Überfärbung erhält, so dass die Zellen undurchsichtig schwarz werden.

Zieht man jedoch auf diese Weise den Einfluss der Temperatur mit in die Berechnung, so hat man sich eigentlich nur einer — übrigens schon von Misch und v. Bergen berührten — Tatsache der Osmiumsäurebehandlung zu erinnern, nämlich, dass man — wenigstens während der ersten Tage der Einwirkung der Osmiumsäurelösung — dieselbe nicht stehen und »schlecht« werden, d. h. in vitro reduzieren lässt, so dass ihre Konzentration allzuviel sinkt. Die Resultate, die man dann erhält, werden nämlich — worauf ich später zurückkommen werde — gewissermaſsen andere, als es sonst der Fall gewesen wäre. Nach Verlauf von ein paar Tagen dagegen habe ich keinen andern Einfluss einer solchen Verschwächung der Lösung bemerken können als den, dass die Osmiumschwärzung des Netzes — nach Überführung der Präparate in eine neue Lösung — augenscheinlich schneller auftritt, als wenn die Präparate während der ganzen Zeit einer Lösung von unverminderter Stärke ausgesetzt werden. Es ist dies eine Beobachtung, die ich gelegent-

lich einiger hier später zu erwähnenden Versuche — die ich zu andern Zwecken machte — noch deutlicher machen konnte; Versuche, bei welchen ich die Ganglien während verschieden langer Zeit den Einwirkungen der Osmiumsäure aussetzte, sie darauf eine Zeit lang (Tage) im Wasser liegen liess und sie schliesslich wieder von dort in eine Osmiumsäurelösung überführte.

Auf diese Art habe ich mich sonach der Kopschschen Osmiumsäure-Methode bedient. Was nun aber die Variationen betrifft, die ich zu experimentellen Zwecken mit derselben vorgenommen habe, will ich auf die unten folgenden Beschreibungen dieser Experimente verweisen; diese Variationen stehen nämlich in einem solchen Zusammenhang mit den speziellen Zwecken dieser verschiedenen Experimente, dass sie am besten gleichzeitig mit diesen beschrieben werden. Nach der Osmiumsäurebehandlung habe ich die Ganglien in fliessendem Wasser ausgewaschen, in Paraffin eingebettet, und sie darauf in 5-μ-Serien zerteilt.

Im übrigen habe ich mich der Golgischen Methode in der Form bedient, welche dieselbe durch die Modifikation Verattis erhielt und konnte mich, im Gegensatz zu v. Bergen, guter Resultate erfreuen und zwar sowohl während der embryonalen Periode wie später.

Mit der Holmgrenschen Trichlormilchsäure-Resorsin-Fuchsin-Methode habe ich dagegen keinen Erfolg gehabt. Ich sehe mich daher genötigt, mich bei der Diskussion der von Holmgren mit dieser Methode gewonnenen Resultate teils auf Holmgrens eigene Abbildungen und teils auch auf die Möglichkeiten für Schlussfolgerungen zu stützen, welche die Resultate mit den anderen Methoden ergeben haben.

Schliesslich habe ich verschiedene der gewöhnlichen Fixierungs- und Färbungsmethoden angewendet. Da diese jedoch hier eigentlich zur Diskussion der embryonalen Ganglienzellen-

struktur — besonders der Zentralkörperchenfrage — angewendet wurden, so verweise ich auch was diese Methoden betrifft, auf die später folgende spezielle Beschreibung.

Also: die Golgi-Verattische und vor allem die Kopschsche Methode habe ich besonders verwendet und mit beiden, besonders der Kopschschen ist es meiner Auffassung nach sehr leicht, schöne Bilder zu erhalten. Ehe ich jedoch auf eine detaillierte Beschreibung der morphologischen Bilder eingehe, will ich meine Stellung zu der Kardinalfrage markieren: sind die Binnennetze gänzlich intrazellulär oder stehen sie mit einem extrazellulären Elemente irgend welcher Art in Verbindung.

In der Tat könnte ich mich in dieser Frage sehr kurz äussern und zwar indem ich, wie v. Bergen, ganz einfach der Auffassung zustimme, welche die Erfinder der beiden Methoden hegen, und erklären, dass auch ich vergebens nach irgend welcher Verbindung zwischen den Golgi-Kopschschen Netzen und einigen extrazellulären Elementen gesucht habe. Aber ich glaube, es kann nicht schaden, eine solche Behauptung etwas näher zu verdeutlichen. Wenn wir nämlich das grosse Beweismaterial betrachten, welches Holmgren zusammengeführt hat, um seine Trophospongienhypothese zu beweisen, so finden wir, dass dieses in zwei grosse Gruppen zerfällt. Holmgren will einerseits eigentümliche Verbindungen zwischen gliösen Elementen und den grossen Ganglienzellen bei einigen Evertebraten (47—49) und niederen Vertebraten (z. B. Lophius [44, 48, 49]) sehen, andererseits findet er entsprechende Verhältnisse auch bei höheren Vertebraten. Der Unterschied zwischen den beiden Gruppen ist der, dass die postulierte Verbindung bei den letzteren sich nur durch spezielle Methodik nachweisen lässt, während die Verbindungen bei den ersteren auch mittelst der gewöhnlichen Methoden hervortreten. Es ist nun durchaus nicht meine Absicht, die Richtigkeit der Holmgrenschen Auffassung hinsichtlich der Funde bei Evertebraten und bei Lophius zu verleugnen. In Wirklichkeit bin ich

vielmehr der Überzeugung, dass gliöse Elemente hier in unverkennbarer und naher Verbindung mit den Ganglienzellen stehen, und ich habe selbst Gelegenheit gehabt, durch ein paar der Holmgrenschen Originalpräparate diese Auffassung weiter zu festigen. Wir finden auch, dass andere Verfasser, unabhängig von Holmgren, analoge Verhältnisse beobachtet haben. Bochanék (13) beschreibt solche in den Ganglienzellen gewisser Gastropoden (ich verweise auf die Abbildung, die van Gehuchten (27) von einer solchen Zelle bringt), und auch Prenant (62) bildet eine sehr hübsche ähnliche Verbindung an einer analogen Ganglienzelle ab (S. 399). Allerdings ist nun Holmgren entschieden dagegen aufgetreten, dass sein und Bochanéks Fund analog sein solle (44), aber es scheint mir, als ob es eher die Deutung der Funde als die Funde selbst wären, denen die Divergenz gilt. Bochanék will nämlich augenscheinlich — wenigstens nach van Gehuchtens Referat zu urteilen — als seine Meinung hervorheben, dass trotz einer deutlichen nahen Relation zwischen Ganglien- und Kapselzellen, diese Relation doch nur zu bedeuten habe, dass die Kapsel der Ganglienzellen einen unregelmäſsigen Verlauf hat, oft tiefe Einbuchtungen zeigt, welche dann von Kapselzellen ausgefüllt werden, ohne dass jedoch die Kapsel dadurch ihre Kontinuität verliert, und dass das Ganze also nur der Aufgabe zu dienen hat, bei diesen Riesenzellen »die Oberfläche des Zellkörpers zu vergrössern und die für die Erhaltung des Lebens der Nervenzelle notwendigen osmotischen Prozesse zu erleichtern.« Holmgren dagegen will eine bedeutend intimere Relation erblicken; die protoplasmatischen Ausläufer der Kapselzellen sollen nach ihm in unmittelbaren Rapport mit dem Ganglienzellenplasma treten und von viel grösserer direkter Bedeutung für die Ganglienzellen sein — nämlich für deren Ernährung. Sie bilden sonach, nach Holmgrens Meinung, ein wirkliches Trophospongium.

Ob nun diese Holmgren'sche Auffassung — welcher sich gewissermaßen auch Held (37) zuneigt — die richtige ist, oder ob Bochanék-van Gehuchtens einfachere Erklärung den wirklicheren Verhältnissen mehr entspricht, will ich für meinen Teil dahingestellt sein lassen; was ich aber bestimmt hervorheben will, ist, dass, auch wenn Holmgrens Auffassung richtig ist, wir dadurch jedoch keineswegs das Recht haben, auf Grund dieser Evertebratfunde irgend welche Schlussfolgerungen betreffend die Ganglienzellen der höheren Vertebraten zu ziehen. Eine solche Schlussfolgerung setzt Beweise voraus, die von diesen Tieren selbst geholt worden sind, und solche sind meines Erachtens noch nicht da.

Betrachten wir nämlich die Gründe, auf welche sich Holmgren bei seiner Annahme einer Verbindung zwischen dem Golgi-Kopsch'schen Netze und gewissen extrazellulären Elementen auch bei höheren Vertebraten stützt, so sind diese zwar grossenteils in den Resultaten zu finden, die er mit seiner Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsin-Methodik erhalten hat, aber er glaubt, auch durch die Golgi'schen und Kopsch'schen Methoden Beweise in derselben Richtung zu erhalten und hinsichtlich der Resultate der beiden letztgenannten Methoden, habe ich also Gelegenheit gehabt, seine Angaben zu prüfen. Holmgren ist nämlich der Ansicht, auch mit diesen Methoden Teile des gefärbten Netzwerkes gefunden zu haben, die bis zur Zellenperipherie vordrängen. Sind derartige Verbindungen nun anzutreffen? — Meine Antwort darauf ist, dass wir nicht absolut verleugnen können, dass hier und da einmal ein Teil des Netzwerkes bis zur Zellenperipherie reicht, und ich muss sagen, dass ich in Übereinstimmung mit Retzius (64) nicht immer finden kann, dass die Netze mit der Golgi'schen Methode sich peripherisch so scharf abgrenzen, dass man konstant — wie Golgi behauptet — eine von Netzteilen freie, peripherische Zellenzone beobachten kann. Dasselbe gilt meiner Meinung nach hinsicht-

lich der Osmiumnetze. Allerdings trifft man besonders bei jüngeren Tieren zahlreiche solche Netze, wie sie von Bergen auf Fig. 2 abbildet und als Paradigmata der Netzanordnung zu betrachten scheint, aber oft gehen die Netzfäden so nahe der Peripherie, dass man nicht selten geneigt ist, anzunehmen, dass sie dieselbe in Wirklichkeit erreichen.

Indessen muss ja zugegeben werden, dass auch ein derartiger Verlauf keineswegs gegen den lediglich intrazellulären Charakter der Netze zu streiten braucht, und wir sehen, dass Holmgren (47) auch nach anderen Beweisen für seine Ansicht gesucht hat, indem er darauf hinweist, dass auch die Kapselzellen — die Zellen, deren Ausläufer nach Holmgrens Meinung das Trophospongium bilden sollen — bei Anwendung von Osmiumsäure eine schwarze Färbung annehmen. Das ist ohne Zweifel richtig, und ich kann diese Angabe sogar vervollständigen, indem es mir im Gegensatz zu Holmgren gelungen ist, auch mit der Golgi-Veratti-Methode einzelne Kapselzellen gleichzeitig mit den Netzen zu färben und dabei Bilder zu erhalten, bei welchen es nahe liegen konnte, einen Zusammenhang zwischen diesen zu vermuten (Fig. 11). Indessen habe ich an diesen Bildern beständig einen, wenn auch oft sehr feinen Zwischenraum zwischen Kapselzellen und Netzteilen konstatieren können. Was nun die Fähigkeit der Kapselzellen sich mit Osmiumsäure zu schwärzen betrifft, so kann man dabei einige nicht unwesentliche Eigentümlichkeiten wahrnehmen Zwar nehmen die Kapselzellen nicht selten eine diffuse dunkle Färbung an, aber in diesen Fällen ist die Farbe nicht schwarz, sondern bräunlich und die Zellen noch durchsichtig. Wenn jedoch eine Schwarzfärbung eintritt, so kommt sie, insofern ich es gefunden habe, beständig in Form diskreter Körnchen oder kurzer Fäden vor (Fig. 9). Die Osmiumnetze der Ganglienzellen dagegen weisen niemals eine solche Einteilung in bräunliche und schwarze Teile auf. Zweitens kann man finden, dass der Konzentrations-

grad der Osmiumsäure auf ganz andere Weise auf die Färbbarkeit der Kapselzellen einwirkt als auf die der Netze; während — wie wir sehen werden — eine 0,5 $^0/_0$ige Osmiumsäurelösung in der Regel zahlreichere Netze färbt als eine 2 $^0/_0$ige, kann man mit der schwächeren Lösung beinahe niemals eine Kapselzellenfärbung erreichen. Schliesslich herrscht ein augenscheinlicher Mangel an Parallelismus zwischen Kapselzellenfärbung und Färbung der Netze in den entsprechenden Ganglienzellen. Die einen sind oft gefärbt, ohne dass die anderen es sind, und man kann hier und da auf Zellen stossen, deren Netzwerk in dem einen Teile der Zelle gefärbt ist, während man gerade um die entgegengesetzten Zellenteile herum eine Kapselzellenfärbung konstatieren kann.

Ich nehme als höchst wahrscheinlich an, dass sämtliche diese Differenzen zwischen Kapselzellen und Netzen gegen eine intimere Verbindung zwischen ihnen sprechen. Holmgren (47), der ebenfalls einen Teil dieser Eigentümlichkeiten konstatiert hat, schreibt sie jedoch der Variabilität der Methode zu, und man muss ja auch zugeben, dass solange wir keine zuverlässigen Kenntnisse von denselben besitzen, eine derartige Annahme natürlicherweise nicht ausgeschlossen werden kann, wenn sie auch nicht besonders wahrscheinlich ist.

Was mir jedoch als ein hinreichender Beweis für die durchaus intrazelluläre Natur der Netze erscheint, ist das Osmiumbild der embryonalen Ganglienzellen. Golgi (31), der zuerst die Netzbildungen bei embryonalen Nervenzellen untersucht hat, findet, dass »dans ce tade, l'appareil se présente d'ordinaire sur un point excentrique des cellules, à côté du noyau, lequel semble déplacé et poussé dans la partie opposée du corps cellulaire«; und später hat Holmgren (43) und auch Fürst (23, 24) ähnliche Anordnung gefunden. In Wirklichkeit tritt nun diese typische Anordnung wenn möglich noch schöner nach der Osmiumsäurebehandlung zu Tage und kann mit der

unveränderten Kopsch'schen Methode von Hühnchenembryonen von 8 Tagen an durch die ganze spätere embryonale Entwickelung hindurch verfolgt werden (Fig. 21 und 25). Der Kern liegt konstant exzentrisch und dicht neben ihm — sich in der grössten Protoplasmamasse ausbreitend — liegt die schwarzgefärbte Netzbildung, auf deren nähere Morphologie ich im Zusammenhang mit den übrigen morphologischen Beschreibungen des ferneren zurückkommen werde. Was ich jedoch schon jetzt hervorheben will, ist, dass, besonders wenn die Zellen eine gewisse Grösse erreicht haben (z. B. bei 13—16 Tage alten Embryonen) es deutlich ist, dass diese schwarzgefärbte Bildung sich zentral im Zellenplasma befindet und von der Zellenperipherie beständig durch eine deutliche, lichte Plasmaschicht geschieden ist. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Beobachtung finde ich auch in einer Äusserung Golgi's (31), dass gerade bei jungen Zellen — mit der Golgi'schen Methode — die peripherische freie Zone bedeutend deutlicher ist, als bei älteren. Dieses typische Bild ist es, das mich mehr als irgend etwas anderes von dem intrazellulären Charakter der Osmiumnetze überzeugt hat.

In der Tat kann gegen diesen Befund nur ein Einwand erhoben werden — und dieser ist auch von Holmgren (47) ausgesprochen worden. Er hat nämlich den bestimmten Eindruck gewonnen, dass die Färbbarkeit mit Osmiumsäure ausschliesslich an gewisse funktionelle Zustände gebunden ist, und wenn wir nun annehmen dürfen, dass die Teile der Kapselzellen, welche den lebhaftesten Stoffwechsel haben, gerade die Trophospongien [d. h. die netzförmig verzweigten Ausläufer innerhalb der Ganglienzellen] sind, so »ist es leicht begreiflich, dass sie durch eine etwaige Behandlung separat von den ihnen zugehörenden Zellkörpern zur Anschauung gebracht werden können.« Es solle sonach eine Verbindung existieren, obgleich die Osmiumreaktion auf Grund ihrer Unvollständigkeit dieselbe nicht darstellen könne. Ich glaube jedoch, dass es aus meiner

Untersuchung mit voller Klarheit hervorgehen wird, dass diese theoretische Schlussfolgerung nicht stichhaltig ist. Die Färbbarkeit mit Osmiumsäure hat — wie wir sehen werden — ihren Grund in etwas ganz anderem.

Während dieser Diskussion über den intrazellulären Charakter der Netzbildungen will ich des ferneren nur noch eine Sache hervorheben, die ich einer Erwähnung besonders wert erachte, nämlich dass v. Bergen in weissen Blutkörperchen osmiumgefärbte Netze gefunden hat. Wenn man nun auf Grund einer solchen Reaktion wie der Osmiumreduktion das Recht hat, zwei Bildungen mit recht ähnlichem Aussehen zu identifizieren, so ist es ja klar, dass dieser Befund der denkbar exakteste Beweis ist, dass die Netze mit keinen extrazellulären Elementen in Verbindung stehen. Ich für meinen Teil bin lebhaft von der Berechtigung einer derartigen Identifizierung überzeugt, aber auch wenn dies sich als falsch herausstellen würde, glaube ich durch das hier oben Erwähnte das Recht zu haben, trotz gewisser Abweichungen von dem Golgi-Kopschschen Schema für die Anordnung dieser Netzstruktur, mit Bestimmtheit an der Auffassung von derselben als »une particularité d'organisation tout à fait interne des cellules nerveuses« festzuhalten.

Wenn ich nun zu einer näheren Betrachtung der verschiedenen morphologischen Variationen, welche der Netzapparat besonders in den mit Osmiumsäure behandelten Präparaten aufweist, und zu der gegenseitigen Beziehung dieser Variationen übergehe, so glaube ich, wie schon vorher erwähnt, dies am besten zu tun, indem ich einen direkten Vergleich zu der klaren Schilderung ziehe, die v. Bergen gibt. Ich erinnere also zunächst daran, dass er neben mehr oder weniger geschlossenen Netzen gewisse Bilder sehen will, die er als Vorstadien zu Netzapparaten deutet, nämlich osmiumgeschwärzte Körnchen, die teils diffus im Zellenplasma liegen, teils sich zu deutlichen Körnchenreihen ordnen, welche in einer Anzahl Zellen mit

wirklichen Fäden abwechseln können und deren Lage nicht selten an die des ausgebildeten Netzapparates erinnert. Ich brauche, mit Rücksicht auf die ausführliche Beschreibung v. Bergens nicht auf eine weitere Schilderung darüber eingehen, denn betreffend das Vorkommen dieser verschiedenen Zellenbilder bin ich mit ihm völlig einig. Der Deutlichkeit wegen, bilde ich jedoch einige dieser verschiedenen Zellenbilder ab, weil es in der Folge leichter sein wird, auf eine bestimmte Figur zu verweisen, als sich nur auf eine Beschreibung zu stützen (Fig. 1—3). — Doch kann ich es nicht unterlassen, näher auf die interessanten, entsprechenden Variationen einzugehen, welche das Osmiumbild in embryonalen Spinalganglienzellen aufweist; diese sind ja nämlich vorher niemals geschildert worden (Fig. 21 und 25). Ich habe oben die charakteristische Lage betont, welche das Osmiumgeschwärzte während der embryonalen Periode einnimmt. Der Zellenkern liegt nämlich, so gut wie konstant, stark peripherisch, und in unmittelbarer Nähe der zentralen Partie des Kernes liegt die fragliche Bildung in der grössten Protoplasmamasse. Der Zellenkern zeigt hier und da sogar eine Einbuchtung seines zentralen Teiles, wobei es ganz und gar aussieht, als ob diese Einbuchtung von der osmium geschwärzten Bildung verursacht wäre. Diese letztere zeigt nun den allgemeinen Charakter, dass sie bei genügend intensiver Färbung das Aussehen eines in peripherischer Richtung gut abgegrenzten dunklen Balles hat, der bei 8 Tage alten Embryonen ungefähr $^1/_4$—$^1/_5$ Teil der Oberflächengrösse des Kernes ausmacht, bei 13-tägigen Embryonen ziemlich gleich gross mit dem Kerne ist, um später grösser als dieser zu werden. Neben diesen allgemeinen Charakteren hinsichtlich Lage und Aussehen, gibt es nun jedoch eine Zahl Variationen, die ich in allen untersuchten, embryonalen Ganglien beobachten konnte. Es ist nämlich leicht zu konstatieren, dass der beschriebene dunkle Ball aus zwei verschiedenen Teilen besteht, wovon der

eine seinem Aussehen nach konstant, der andere variierend ist. Der erstere bildet sozusagen die Grundsubstanz der Bildung, verleiht dem Balle den homogenen, grauschwarzen Farbenton, welchen dieser mehr oder weniger ausgeprägt annimmt, und kann nicht selten in sämtlichen Zellen eines Ganglions konstatiert werden. Der letztere scheint eine Ausdifferenzierung innerhalb dieser Grundsubstanz zu sein, wird oft vermisst, tritt zuweilen als intensiv schwarz gefärbte, mehr unregelmäfsig zerstreute Körnchen auf, und bildet, wenn er am meisten ausgeprägt erscheint, ein mehr oder weniger zusammenhängendes Netz, welches ebenfalls intensiv schwarz gefärbt ist, sich bestimmt von dem helleren Grundton des Balles abhebt und sich mit Vorliebe an den peripherischen Rand des Balles lagert. Es ist offenbar, dass diese körnige oder netzbildende »Ausdifferenzierung« dasselbe ist wie die vorher beschriebenen Osmiumnetze während der postembryonalen Zeit. Wir sehen also auch während der embryonalen Zeit dieselben »Vorstadien« zum Netze wie später, in Form von Körnchen und Körnchenreihen.

v. Bergen will jedoch, wie schon vorher erwähnt, nicht nur Entwickelungs- oder Vorstadien zu den Netzen sehen, sondern auch regressive Veränderungen derselben und bei diesem Teile seines Fundes müssen wir uns etwas ausführlicher aufhalten. Sowohl in Ganglienzellen, die mit gewöhnlichen Methoden fixiert und gefärbt waren, wie auch in solchen, die mit der Kopschschen Osmiumsäuremethode behandelt waren, hat v. Bergen helle Züge gefunden, die er bestimmt in zwei verschiedene Gruppen teilt: der erste Typus (s. meine Fig. 13 u. 16) zeigt dieselbe Anordnung wie die schwarzen Osmiumnetze, und die Übereinstimmung mit diesen letzteren soll ferner dadurch gestützt werden, dass man in oder an der einen Kante derartiger lichter Kanälchen bei Osmiumsäurebehandlung noch zuweilen Reste des schwarzen Netzes in Form feiner, schmaler, schwarzer Fäden sieht. Der andere Typus dagegen (s. meine Fig. 14 u. 15) soll

eine solche Ähnlichkeit nicht aufweisen, aus oft unregelmäfsig verlaufenden gröberen oder feineren, zuweilen beinahe spaltenähnlichen Kanälchen bestehen und nicht selten »an der freien Oberfläche der Zelle sich nach aussen öffnen«. — Es ist unzweifelhaft, dass diese beiden Typen den beiden, früher von Holmgren gesehenen und später von Bethe, Studnička und mir konstatierten vollständig entsprechen, und ich verweise hinsichtlich dieser Vorläufer v. Bergens auf meine Historik. Betreffend die v. Bergensche Auffassung dieser beiden Typen, so ist er überzeugt, dass die Kanälchen des ersten Typus, die man mit der Osmiumsäuremethode sehen kann, in ihrer Lokalisation nicht nur den schwarzen Osmiumnetzen entsprechen, sondern auch, wie schon früher erwähnt, wirkliche Ausdrücke für regressive Veränderungen dieser Netze sind, die während des Lebens vor sich gehen. Die Kanälchen des zweiten Typus betrachtet er dagegen ganz einfach als reine Kunstprodukte, und den Beweis dafür findet er dadurch erbracht, dass man bei interstitiellen Hodenzellen derartige Kanälchen bei einer Fixierungsmethode (Zenkers Flüssigkeit) konstant erhalten kann, während man sie bei einer anderen (Hermanns) ebenso konstant vermisst.

In Betreff meiner eigenen Beobachtungen derartiger verschiedener Kanälchen bei mit Osmiumsäure behandeltem Material, will ich zunächst anführen, dass solche des zweiten Typus oft genug angetroffen werden. In Übereinstimmung mit v. Bergen muss ich zu dem Resultate kommen, dass irgendwelcher morphologischer Zusammenhang zwischen diesen oft ungleich breiten, ritzenähnlichen Kanälen und den die Osmiumnetze bildenden feinen Fäden nicht existiert. Auch glaube ich Beweise gefunden zu haben, dass die v. Bergensche Analogie-Schlussfolgerung von den interstitiellen Hodenzellen richtig ist. Da derselben jedoch am besten nach dem Bericht über einige Experimente, die ich vorgenommen habe, Erwähnung getan wird, schiebe ich ein

näheres Eingehen auf dieselben auf und will nun nur anführen, dass man schon während der gewöhnlichen Kopschschen Behandlung eine Anordnung dieser Kanäle verspüren kann, welche ohne Zweifel von grossem Interesse ist. Es ist nämlich augenfällig, dass sie zahlreicher und voluminöser in Zellen vorkommen, wo es kein gefärbtes Osmiumnetz gibt (siehe Holmgrens [47] gleichartige Beobachtung) oder nur einzelne Fäden eines solchen konstatiert werden können, und es ist gleichfalls ausser allem Zweifel gestellt, dass sie bedeutend zahlreicher bei Ganglienzellen vorkommen, die mit Osmiumsäure bei 35° C., als bei solchen, die in der Zimmertemperatur behandelt wurden. Bei dieser höheren Temperatur beobachtet man auch das gleichfalls interessante Faktum, dass sie in den am meisten peripherischen Zellenschichten am zahlreichsten oder auf alle Fälle am voluminösesten sind. Dieselben Beobachtungen kann man z. B. auch leicht bei Ganglien machen, die mit der Perenyischen Flüssigkeit fixiert wurden; sowohl die zahlreichere Frequenz der Kanäle, wie deren Vorliebe für peripherische Zellenreihen bei Fixierung in 35° C. sind augenfällig.

Betreffend die »Kanälchen des ersten Typus« will ich daran erinnern, dass weder Kopsch noch Misch solche bei Osmiumsäurebehandeltem Material erwähnen, und dass dies auch bei Holmgren nicht der Fall zu sein scheint. Er hebt ja nämlich (47) besonders hervor, dass es ihm nicht gelungen ist mit der Osmiumsäuremethode irgend welche »Kanalisation der Trophospongien« zu erhalten. Auch ich muss gestehen, dass ich lange vergebens zahlreiche, mittelst der Kopschschen Methode gefärbte Ganglien untersucht habe, ohne Kanälchen dieses Typus zu finden. Schliesslich stiess ich auf ein paar solche, die wenigstens eine partielle Übereinstimmung zwischen den lichten Zügen und den feinen schwarzgefärbten Fäden zeigten, die in denselben Zellen vorkamen, aber ich glaubte anderseits Verbindungen zwischen diesen lichten Zügen und der Zellenperipherie zu sehen

und stellte mich deswegen fortwährend skeptisch gegenüber der v. Bergenschen kategorischen Auffassung der topographischen Identität. Eine Stütze für diese Zweifel glaubte ich auch in den Resultaten mit der Golgi-Veratti-Methode zu finden. Mit dieser erhält man zwar nicht selten Kanälchen des zweiten Typus, dagegen nicht, soweit meine Erfahrungen reichen, solche des ersten. Auf alle Fälle war es mir klar, dass, da diese osmiumgeschwärzten Netze schon so früh wie bei 8-tägigen Embryonen auftreten, und da ich, trotz sorgfältigster Untersuchung vollständiger Schnittserien von zahlreichen Ganglien bei Tieren verschiedenen Alters, nur mit Mühe ein paar Zellen in einigen vereinzelten Ganglien sammeln konnte und diese noch dazu bei weitem nicht so typisch waren, wie die von v. Bergen abgebildeten, so musste dies, meiner Meinung nach, bestimmt dagegen sprechen, dass diese Bilder eine Phase in einem vitalen, cyklischen Verlaufe der fraglichen Netzbildung repräsentieren, wie v. Bergen behauptet. Ohne Zweifel würden sie in diesem Falle viel öfter vorkommen, da ja zahlreiche Zellen ohne jedes Netzwerk oft beobachtet werden, Zellen, die sonach, laut der v. Bergenschen Auffassung, sich in einer Pause zwischen zwei derartigen Cykeln befinden sollten. Wie wir später sehen werden, ist diese meine Auffassung des ferneren bestätigt worden, seitdem es mir gelungen ist, experimentell zu konstatieren, dass derartige »Kanälchen des ersten Typus« vermieden werden können.

Da nun sonach meine Zweifel erweckt waren gegenüber der Richtigkeit eines so wichtigen Details in dem v. Bergenschen Schema, stieg mir die Frage auf: welche sind die beweisenden Gründe, die v. Bergen behauptet erbringen zu können zur Unterstützung seiner Hypothese über den cyklischen Verlauf der Binnennetze? Wie ich schon in meiner geschichtlichen Darstellung erwähnte, scheinen diese Gründe so gut wie ausschliesslich in seinem absoluten Zutrauen zu der Kopschschen Osmiumsäuremethode und zu den Bildern, die mittelst derselben

Fig. 20.

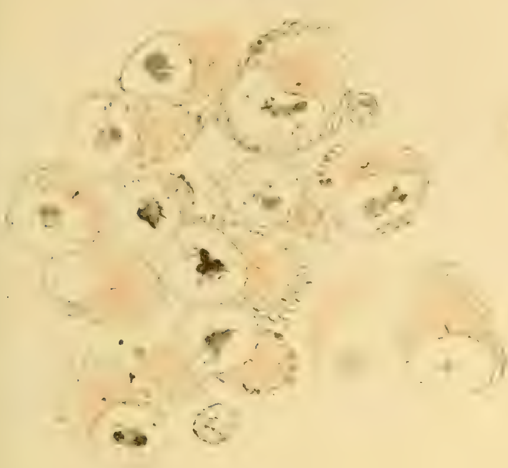


Fig. 21.

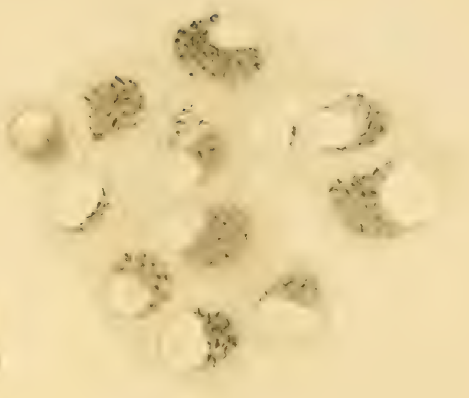


Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 25.



E. Sjövall gez.

erhalten werden, zu finden sein, und wenn wir nun seine Beweisführung etwas eingehender untersuchen, finden wir dieselbe in zwei Gruppen eingeteilt. I. Erstens findet er neben Zellen, welche Netzapparate oder Teile von solchen darbieten, auch Zellen, die solche vollständig vermissen. »Derartige Zellen«, hebt er besonders hervor, »habe ich in jedem untersuchten Ganglion bei allen Tieren, die ich zur Verfügung gehabt, beobachtet.« Sein Zutrauen zu der angewandten Methodik führt ihn nun von dieser Tatsache zu der Annahme, dass »es als sicher anzusehen sein dürfte, dass, im allgemeinen, Netzapparate nicht in sämtlichen Zellen innerhalb eines Spinalganglions vorhanden sind«. II. Zweitens betont er hinsichtlich der verschiedenen morphologischen Variationen: a) betreffend die diffusen, schwarzen Körnchen und Körnchenreihen; »das Vorkommen derartiger, regellos verstreuter Körnchen neben Körnchenreihen scheint mir dafür zu bürgen, dass diese Bilder nicht bloss durch Unvollkommenheit in der Färbungstechnik hervorgerufen worden sind;« b) betreffend das Verhältnis der unvollständigen und der mehr vollständigen Netze zu einander. Er scheint nämlich kein Anhänger der von Golgi hervorgehobenen Möglichkeit zu sein, dass die ersteren durch unvollständige Imprägnation verursacht sein könnten; c) betreffend die »Kanäle des ersten Typus«. »Mir fehlt,« sagt er nämlich, »jeder Anlass, in diesen Bildern Kunstprodukte zu sehen, hervorgerufen durch Unvollständigkeit der Fixierung oder Schwarzfärbung.«

Gehen wir bei der näheren Prüfung dieser Argumente in derselben Ordnung:

Ad I: Es ist unzweifelhaft eine richtige Beobachtung, die von Bergen gemacht hat, wenn er sagt, dass mittelst der Kopschschen Methode in den Ganglien Zellen ohne eine Spur von Netzapparat zu finden sind; auch ich habe an meinem Material ebenso regelmäſsig wie von Bergen dasselbe konstatieren können. Hinsichtlich der Deutung aber wurde ich etwas

mehr unschlüssig als von Bergen und zwar schon durch die Erfahrungen, die ich mit derselben Methode machen musste — ich meine das Resultat, das meine Versuche mit embryonalem Material ergaben. Ich erinnere an die früher gegebene Schilderung dieser und wiederhole hier, dass ich zwar auch niemals an diesem Material morphologisch ausdifferenzierte Netzapparate in sämtlichen Zellen eines Ganglions angetroffen habe, aber dagegen oft Gelegenheit hatte zu sehen, dass die Zellen sämtlich — wenn auch mit wechselnder Farbenintensität — die homogene, grauschwarze Bildung aufwiesen, die offenbar die »Grundsubstanz« der fraglichen Bildung zu sein scheint. Hier, musste ich mir sonach sagen, kann man merken, dass die Bildung nirgends gänzlich vermisst wird, auch wenn die netzförmige »Ausdifferenzierung« innerhalb derselben nicht immer zu Tage tritt; hier findet sich anderseits offenbar das günstigste Beobachtungsmaterial, weil die fragliche Bildung hier ja zu einem zentralen Ball im Plasma konzentriert ist. Wenn man sonach durch Beobachtung an diesem Material zu der Auffassung von der Ubiquität der Bildung kommt, so muss man ziemlich zwingende Gründe haben, ehe man eine grosse Hypothese auf die negativen Befunde aufbaut, die man an den Ganglien erwachsener Tiere macht, und dies in Besonderheit, so lange man nicht eine ungleichmäfsige Einwirkung der angewandten Technik ausschliessen kann. In Wirklichkeit bekam ich auch schon von Anfang an die Auffassung, dass das mehr oder weniger deutliche Hervortreten der netzförmigen »Ausdifferenzierung« in embryonalen Ganglienzellen in Zusammenhang mit der verschiedenen Wirkungsweise der Methode steht, eine Tatsache, die mich natürlich der v. Bergenschen Betrachtungsweise nicht geneigter machte.

Soviel hinsichtlich der Kopschschen Methode. Wenn wir uns nun zu den Resultaten der Golgi-Verattischen Methodik wenden, so wollte der Zufall, dass ein paar der allerersten Präparate, die ich mit derselben verfertigte (von ungefähr 2 Monate alten

Hühnchen) hinsichtlich des Färbungsresultates so »vollständig« wurden, dass ich in den meisten Zellen gut ausgebildete Netze konstatieren konnte und in beinahe allen übrigen grössere oder kleinere Teile derselben spürte — ein Resultat, das sonach auch dazu beiträgt, meine Auffassung zu stützen, dass die Kopschsche Methode trotz aller ihrer Vorteile, doch nicht so idealisch ist, wie v. Bergen meint. — Ich füge nun hierzu ein Zitat von Golgi selbst (31), das in diesem Zusammenhang wohl sein Interesse haben kann. Er teilt nämlich (S. 277) betreffs eines 50 cm langen Kalbembryos mit: »dans ce cas, la reaction (d. h. die Färbung der Netzapparate) avait réussi très facilement, et d'une manière diffuse, au point que, dans quelques zones de certains ganglions, on pouvait voir l'appareil réticulaire interne dans toutes les cellules«. Der Umstand, dass zuweilen wirklich alle Zellen Färbung zeigen können, ist nun für Golgi, »un argument qui engage à croire que la même particularité d'organisation interne existe dans toutes les cellules; que, cependant, sa démonstration n'est possible, d'ordinaire, que partiellement, à cause de circonstances peu connues pour le moment — concernant certainement en partie la technique — lesquelles influent sur la réaction chimique d'où dépend la démonstration.« Es dürfte daraus hervorgehen, wie nahe Golgis und meine Auffassung übereinstimmen.

Ad. II. Schon oben habe ich Gelegenheit gehabt meine Zweifel zu äussern, dass die v. Bergensche Beweisführung betreffend den Zusammenhang zwischen den verschiedenen von ihm mittelst der Osmiumsäuremethode gefundenen morphologischen Variationen der Netzapparate richtig sei. Zu dem Erwähnten will ich hier nur folgendes hinzufügen, betreffend der v. Bergenschen Überzeugung, dass die Körnchen und Körnchenreihen vital existierende »Vorstadien« zu den vollständigeren Netzen ausmachen. Ich muss einen bestimmten Gegensatz zwischen dieser Auffassung und der Tatsache erblicken, dass mit der Golgi-

Veratti-Methode niemals, soweit meine Erfahrung sich erstreckt, irgend welche solche »Vorstadien« in Form diffuser oder in Reihen geordneter feiner Körnchen vorkommen. Die »Körner«, die bei dieser Methode gefunden werden, sind bedeutend gröber, haften, in Form von tropfenförmigen Verdickungen, mehr oder weniger zusammenhängenden Netzteilen an, und entsprechen, wie wir gleich sehen werden, ganz andern Bildern an den Osmiumsäurepräparaten als den erwähnten feinen gracilen Körnchenreihen, welche, wie auch v. Bergen bemerkt, einen noch geringeren Durchmesser haben, als die ebenen, glatten Netzfäden.

Wenn man nämlich mit Osmiumsäure behandelte Ganglien durchmustert, so kann man, wenigstens bei einem Teil derselben, neben Zellen mit diffusen Körnchen (Fig. 1), mit feineren Körnchenreihen (Fig. 2) und mit mehr oder weniger vollständigen, feinen und glatten Netzen (Fig. 3) Zellen finden, die alle Übergänge von dieser glatten und feinen Netzstruktur zu einer immer plumperen und unregelmäfsigeren zeigen. Sowohl Misch wie v. Bergen haben jedenfalls wenigstens einen Teil dieser Bilder gesehen, besprechen sie aber nur in aller Kürze; Misch scheint übrigens sogar geneigt zu sein, sie als gewissen Tierarten zugehörige, spezielle Charaktere zu betrachten. — Man sieht nämlich Zellen, wo die Netzfäden augenscheinlich etwas gröber sind, und wo sich in den Knotenpunkten der Maschen deutliche, tropfenförmige Anschwellungen der Fäden befinden (Fig. 4). Von derartigen Zellen sieht man nun alle Übergangsstadien zu Zellen, wo die Netzstrukturen schon beim ersten Blicke einen plumperen Charakter aufweisen, und wo man bei näherer Analysierung beobachtet, dass diese Plumpheit ihre Ursache darin hat, dass die tropfenförmigen Anschwellungen immer gröber und vorherrschender geworden sind. Gleichzeitig gewinnt man vollkommen den Eindruck, dass der Zusammenhang zwischen den verschiedenen Maschen im Netze an zahlreichen Stellen

zerrissen worden ist, und man sieht sonach oft Bilder, wo die schwarzen Tropfen recht isoliert von einander liegen, wobei jeder für sich mit einem feinen Faden zusammenhängt, der sich zuweilen verzweigt, zuweilen auch an seinem andern Ende mit einer ähnlichen Tropfenanschwellung abschliesst, wodurch hantelähnliche Figuren entstehen (Fig. 5). Schliesslich sieht man Zellen, wo diese Fäden vollständig verschwunden sind. Der »Netzapparat« besteht sonach nun nur aus diffus gelagerten, von einander getrennten schwarzen Tropfen, welche inzwischen immer voluminöser geworden sind und nun bedeutende Dimensionen annehmen können. (Fig. 6). Dass derartige Zellen, trotz der diffusen Lagerung des schwarzgefärbten Elementes nicht mit den Zellen mit diffusen feinen Körnchen verwechselt werden können, die v. Bergen beschrieben hat, ist augenfällig, ebenso dass die Übergangsstadien zu dem extremen Bilde, welches diese plumpen diffusen Tropfen geben — trotzdem die hier mit feinen Fäden verbundenen Tropfen oft in Reihen liegen — keineswegs mit den feinen Körnchenreihen verwechselt werden können, von denen wir vorher gesprochen haben. — Wir sehen sonach eine Serie verschiedener morphologischer Typen, die diese mit Osmiumsäure färbbare Bildung annehmen kann; wir können derselben durch alle Übergangsstadien folgen, sehen, wie sie als äusserst feine Körnchen und Körnchenreihen anfängt, sich zu immer vollständigeren, ebenmäfsigen Netzen zusammenschliesst, um später, unter deutlicher Zusammenklumpung zu immer grösseren Tropfen, sich aufs neue immer mehr von dem Netztypus zu entfernen und schliesslich eine vollständig diffuse Lagerung besonders plumper Tropfen aufzuweisen. Eine charakteristische Eigenschaft dieser morphologischen Entwickelungsserie ist sonach die beständig gesteigerte Grobheit der osmiumgefärbten Elemente und gleichzeitig bemerkt man auch eine andere interessante Tatsache; je grösser die osmiumgefärbten Elemente sind, desto schlechter haben, in der

Regel, die bezüglichen Zellen ihr Volumen beibehalten; desto grösser ist sonach der perizelluläre Spaltraum.

Betreffend die Bilder, die man mit der Golgi-Verattischen Methode erhält, so zeigen diese — wie erwähnt — niemals die feinen diffusen Körnchen und Körnchenreihen, welche man bei Anwendung der Osmiumsäure-Methode zu sehen bekommt. Dagegen aber zeigen sie zahlreiche Übergangsstadien von ebenmäfsigen bis zu immer plumperen Netzen. Nicht selten sieht man auch Zellen, wo anstatt des Netzes grosse, diffus verteilte Tropfen liegen, die die typische gelbbraune bis dunkelbraune Farbe der Netzfäden darbieten. Diese, sonach mit dem Resultate der Kopschschen Methode übereinstimmenden, morphologischen Variationen sind schon vorher — besonders von Golgi — genau beobachtet worden, worauf ich schon in meiner geschichtlichen Darstellung hingewiesen habe; ich verweise nochmals teils auf diese und teils auf die ausführliche Schilderung, die Golgi selbst ([30] S. 281) gibt. Was nun, nebenbei, die Bilder betrifft, die Cajal (17) mit seiner Methode in z. B. den Ganglienzellen des Lumbricus erhalten hat, dürfte es klar zur Hand liegen, dass es gerade solche Übergangsbilder — und zwar oft avancierte — zu der diffusen groben Tropfenanordnung sind, die er beobachtet hat, und die Veranlassung zu seiner Schilderung dieser Bildungen als mit einander verbundene, mehr oder wenige spatiöse Kavitäten gegeben hat.

Wir haben sonach mit der Osmiumsäure-Methode — und teilweise auch mit der Golgischen Methode — eine ganze Reihe verschiedener morphologischer Variationen einer und derselben Bildung sehen können, und nun kommt also die Frage: in welchem Verhältnis stehen diese zu einander? Es ist klar, dass man sich dabei theoretisch zwei verschiedene Möglichkeiten denken kann. Einerseits wäre es ja möglich, dass die fragliche Bildung während der Ontogenie in verschiedenen Zellen ein verschiedenes Aussehen bekommen haben könnte, dass

wir es also hier mit persistierenden verschiedenen Typen zu tun hätten. Anderseits liesse sich ja auch denken, dass eine und dieselbe Zelle unter verschiedenen Verhältnissen die ganze morphologische Skala durchlaufen könnte, dass wir also in den verschiedenen Bildern mehr zufällige, auf irgend einer Ursache basierende Wechselungen zu sehen hätten, welche sämtliche Zellen während ihres Daseins aufweisen könnten.

Welche von diesen beiden Alternativen ist nun die richtige? Eben dieselbe Frage drängt ja oft bei morphologischen Untersuchungen nach Antwort, und kann nicht selten schwer genug zu entscheiden sein; in dem vorliegenden Falle gibt es jedoch ein paar Beobachtungen, die der Beurteilung einen bestimmten Leitfaden geben, und eine von denselben habe ich schon erwähnt. Es ist dies die Beobachtung, dass, je gröber die Netzbildung ist, je grösser also die Tropfenformationen hervortreten, desto grösser ist auch meistens der artifizielle, perizelluläre Schrumpfraum. Diese Beobachtung muss unzweifelhaft zu dem Gedanken führen, dass wir in den gesehenen morphologischen Variationen nicht verschiedene, persistierende Typen zu sehen haben; und diese Auffassung wird durch eine andere meiner Meinung nach bedeutend wichtigere Beobachtung noch mehr befestigt.

Wir können nämlich in den Ganglien, die mit der Kopsch-schen Osmiumsäure-Methode behandelt wurden, von der Peripherie des Ganglions bis zu dessen Zentrum eine bestimmte topographische Ordnungsfolge in dem Vorkommen und dem verschiedenen Aussehen des Netzapparates wahrnehmen. Beobachtungen in dieser Richtung sind auch schon vorher gemacht worden. So berichtet schon Kopsch, dass die in den peripherischen Abschnitten des Ganglions befindlichen Zellen sich nicht färben, und auch Misch sagt, dass »die Zellen der peripherischen Lagen in der Mehrzahl das Netz nicht zeigen.« Misch hebt auch hervor, dass das Netz dagegen meistens auftritt »in Zellen der zentralen Zonen des Ganglions, die in unmittelbarer

Nähe geschwärzter Nervenfasern liegen.« v. Bergen sagt schliesslich, dass auch er oft keine Färbung in den peripherischen Zellen erhält, fügt aber unmittelbar hinzu: »an zahlreichen andern Stellen zeigen indessen auch die oberflächlichsten, unmittelbar unter der dünnen Bindegewebskapsel des Ganglions liegenden Zellen gefärbte Netzapparate.« Ausserdem hat v. Bergen noch eine andere Beobachtung gemacht. Er findet nämlich »an mehreren Stellen . . . unmittelbar unter der dünnen Bindegewebskapsel gelegene Nervenzellen, die in ihrer äusseren, der Kapsel zugewandten Hälfte nicht die geringste Spur von einem Netzapparat zeigen, während der tiefere, dem Innern des Ganglions zugekehrte Teil der Zelle dagegen gutgeschwärzte Netzfäden enthält.

In Wirklichkeit ist es auch eins der augenfälligsten Kennzeichen für Ganglien, die mit 2 prozentiger Osmiumsäurelösung behandelt worden sind, dass die am meisten peripherisch gelegenen Zellen ungefärbt bleiben. Diese ungefärbte Zone kann jedoch gröber oder dünner sein, ja sie kann, wie v. Bergen richtig beobachtet, hier und da ganz fehlen.

Aber auch betreffs der verschiedenen morphologischen Variationen im Aussehen des Netzapparates kann eine deutliche Relation zu der mehr oder weniger peripherischen, bezw. zentralen Lage im Ganglion verspürt werden und zwar so, dass wir, von der Peripherie an gerechnet, zunächst diffuse Körnchen und Körnchenreihen finden (hier auch solche Zellen, wie v. Bergen schildert, mit peripherisch ungefärbtem und zentral gefärbtem Teil), um weiter nach innen die feineren, gleichförmigeren Netze, und schliesslich, gegen das Zentrum zu, die immer gröber und plumper gestalteten Formationen anzutreffen.

Ich beeile mich jedoch nun unmittelbar hinzuzufügen, dass dies nur als eine schematische Zusammenfassung der Beobachtungen, die ich an zahlreichen Ganglien gemacht habe, aufgefasst werden darf. Denn wenn man nur einen einzigen Schnitt eines

Spinalganglions unter dem Mikroskop hat, ist es oft sehr schwer, diese topographische Serie nachzuweisen. Erstens einmal trifft man nämlich keineswegs bei sämtlichen Ganglien sämtliche verschiedene morphologische Typen, und zweitens gibt es ja immer, wie schon erwähnt, auch in den zentraleren Teilen der Ganglien ungefärbte Zellen und nicht nur solche, sondern auch zuweilen Zellen mit derartigem Aussehen der Netzapparate (Körnchenreihen, feine glatte Netze), dass sie richtiger, dem Schema nach, mehr peripherisch liegen sollten.

Derartige Abweichungen und dazu noch die Beobachtung, dass auch die fehlende Färbung in der peripherischen Zone des Ganglions nicht konstant war, verursachte wohl, dass z. B. v. Bergen in seiner Analyse der fraglichen Verhältnisse nicht weiter gegangen ist, als er es getan hat. Ich glaube jedoch, man braucht sich nicht abschrecken zu lassen, denn teils ist es trotz aller übrigen Abweichungen doch konstant, dass, wenn man in einem Ganglion Zellen mit plumpem Tropfennetz und diffusen grösseren Tropfen antrifft, so liegen diese immer in den zentralsten Teilen der Ganglien, teils kann man auch durch eine eingehende Analyse der Abweichungen vom »Schema« Aufklärungen erhalten, die, wie ich glaube, in vorliegender Frage eine nicht unwesentliche Bedeutung besitzen und unsere Forschungen nach den Ursachen der verschiedenen Bilder in einer gewissen bestimmten Richtung führen.

Wenn wir nämlich zuerst die Resultate mit einander vergleichen, die man mit Ganglien von Tieren verschiedenen Alters erhält (immer aber mit der Versuchstechnik, dass man die Ganglien isoliert in die Behandlungsflüssigkeit kommen lässt) so sehen wir einen sehr augenfälligen Unterschied. Die Zahlreichheit der Färbungen nimmt nämlich konstant ab, je nachdem die Tiere jünger und die Ganglien sonach kleiner sind. Ich habe Ganglien von neugebrüteten bis 14 Tage alten Küchelchen erhalten, welche trotz langwieriger Osmiumsäurebehandlung (Parallelversuch mit

grösseren Ganglien von älteren Tieren, welche nach derselben oder kürzeren Zeit zahlreiche Färbungen zeigten) in keiner einzigen Zelle Färbung zeigten. An etwas grösseren Ganglien von Tieren gleichen und etwas höheren Alters (bis zu 1 Monat) habe ich vereinzelte gefärbte Zellen erhalten, und nun kann man eine sehr charakteristische Eigentümlichkeit beobachten: wenn die Färbung ein paar vereinzelte Zellen betrifft, so liegen diese Zellen stets am zentralsten in dem Ganglion und die Färbung tritt als feine diffuse Körnchen oder öfter als allerfeinste Körnchenreihen auf. Werden nun (bei anderen etwas grösseren Ganglien von demselben Tiere) eine etwas grössere Zahl Zellen gefärbt, so sehen wir, wie sich diese Färbung augenfällig von der Mitte aus gegen die Peripherie ausbreitet, und man kann nun nicht selten das bemerkenswerte Verhältnis beobachten, dass »das Zentrum« von Zellen mit gut ausgebildeten, zuweilen sogar recht groben Netzen eingenommen wird, und dass rund um diese herum Zellen mit feineren Netzen und Körnchenreihen liegen. — Bei steigender Grösse der Ganglien und höherem Alter der Tiere gelangen wir nun zu dem komplizierterem Aussehen, das unserer ersten Schilderung topographischer Eigentümlichkeiten in osmierten Ganglien zugrunde lag.

Es ist jedoch leicht zu beobachten, dass die peripherische ungefärbte Zone bei sinkendem Alter der Tiere nicht nur relativ, sondern auch absolut zunimmt, so dass sie immer mehrere — wie wir gesehen zuweilen sogar alle — Zellenlager umfasst. Gleichzeitig mit diesem Zuwachs konstatieren wir jedoch eine andere Tatsache: die Markscheiden sind immer schmäler geworden, immer weniger treten sie an den mikroskopischen Bildern des Ganglions hervor; dass dies jedenfalls mehr als ein zufälliges Zusammentreffen bedeutet, werden wir Gelegenheit haben, auch auf Grund anderer Beobachtungen zu konstatieren.

Es kommt nämlich zuweilen vor, dass, man in Schnitten von Ganglien älterer Tiere ein Bündel von markhaltigen Nerven

fasern bemerkt, das an dem einen Rande des Ganglions liegt, in Kontakt aber ohne organische Verbindung mit demselben. Nun ist es aber vollständig typisch, dass gerade in der Nachbarschaft dieser Markscheidenbündel die peripherischen Ganglienzellen nicht ungefärbt sind, sondern im Gegenteil sehr schöne und vollständige Netzbildungen zeigen, und man kann oft mit Deutlichkeit konstatieren, dass, wenn die Ganglienperipherie sich vom Markscheidenbündel entfernt, so wird die Färbung in den peripherischen Ganglienzellen immer geringer um schliesslich ganz aufzuhören.

Vollkommen dasselbe, d. i. Färbung peripherischer Zellen, tritt auch ein und zwar mit derselben Regelmäfsigkeit, wenn eine andere, die Osmiumsäure reduzierende Substanz, nämlich Fett, zufällig in der unmittelbaren Nähe der Ganglienperipherie liegt. Ich stütze mich dabei auf mehrere derartige Beobachtungen; die schönste von ihnen betrifft unzweifelhaft ein Ganglion von einem 1 Monat alten Küchelchen, wo an den Schnitten, an welchen auch ein dem Ganglion naheliegender Fettklumpen vorhanden war, keine anderen Zellen gefärbt waren, als gerade die in der Ganglienperipherie nächst dem Fettklumpen. Hier befanden sich jedoch, Seite an Seite, eine ganze Reihe deutlicher Färbungen.

Anderseits ist es auch nicht schwer zu konstatieren, dass das »Zentrum« in einem Ganglion, d. h. die Stelle, wo sonach in kleineren, jüngeren Ganglien Färbungen (abgesehen von obenerwähnten Ausnahmen) zuerst auftreten und in grösseren, älteren Ganglien die gröbsten Färbungen anzutreffen sind, nicht immer das geometrische Zentrum ist. Schon Misch hebt ja hervor, wie schon früher erwähnt, dass er Färbung besonders in Zellen erhielt, die innerhalb der Ganglien in unmittelbarer Nähe geschwärzter Nervenfasern lagen, und es ist leicht, diese Annahme zu bestätigen. Ebenso wie man es an den Ganglien jüngerer Tiere am schönsten ausgesprochen findet, wie ein Fett-

klumpen in der Nähe des Ganglions Färbungen naheliegender Zellen verursacht, so kann man an demselben Material auch sehen, wie deutlich eine etwas reichlichere, irgendwo im Ganglion selbst gelegene Ansammlung von Markscheiden einen entsprechenden Einfluss auf die Färbbarkeit der umgebenden Zellen ausübt. Und am Material von älteren Tieren kann man sehen, wie die groben zu Tropfen verwandelten Netzbildungen gerade in den Ganglien in nächster Nähe der dichtesten Markscheidenbündel zu finden sind.

Sämtliche diese Beobachtungen, welche, ich wiederhole es, keineswegs schwer zu konstatieren sind, weisen, soweit ich es zu beurteilen vermag, in einer bestimmten Richtung hin. Sie zeigen uns nämlich, welch grossen Einfluss fremdes osmiumsäurereduzierendes Material (Markscheiden, Fett) sowohl auf das Zustandekommen von Netzfärbungen in den Ganglienzellen, wie auf den morphologischen Charakter dieser Netze hat. Wir sehen, wie dort, wo die 2-proz. Osmiumsäure direkt einwirkt, keine Färbung in den Ganglienzellen entsteht, und wie diese Färbung offenbar unter Einwirkung osmiumsäureverbrauchender Stoffe entsteht, sich immermehr entwickelt, und schliesslich bei hochgradigster Einwirkung derselben in groben, klumpigen Bildern kulminiert.

Wir müssen sonach unsern Gedankengang darauf einstellen, dass der Konzentrationsgrad der Osmiumsäure von Bedeutung ist sowohl hinsichtlich der Entstehung der Netze, wie hinsichtlich ihrer Morphologie, und wir können noch ein paar Gründe zur Unterstützung hierfür anführen. Wenn man nämlich bei Färbung der Ganglien mit Osmiumsäure diese stehen und schnell »schlecht« werden, d. h. in vitro sich reduzieren lässt, so sehen wir, dass die peripherische, farbenfreie Zone dünner wird, als sie es sonst ist; die Zellen sind oft gefärbt, sobald peripherisch neben denselben eine einzige Markscheide liegt, und anderseits sind gerade in solchen Ganglien »zentral«, d. h. inner-

halb des Ganglions mit Verschiebung nach den dichtesten Markscheidenbündeln zu, die gröbsten, zu Tropfen verwandelten Netzapparate zu treffen. — Und als Gegensatz hierzu hat eine sorgfältige Behandlung der Osmiumsäurelösung nach meiner bestimmten Auffassung zur Folge, dass die peripherische Schicht ungefärbter Zellen grösser wird, und dass in derartigen Ganglien zuweilen keine einzige, tropfenförmige Anschwellung der gleichförmigen und glatten Netzapparate vorkommt.

Zu diesen Gründen kommt nun schliesslich noch eine Bebachtung hinzu, die meines Erachtens die wichtigste Stütze meiner Anschauung bildet; vergebens jedoch habe ich nach einer Andeutung einer derartigen Beobachtung bei Kopsch, Misch und v. Bergen gesucht. Der fragliche Fund ist nämlich der, dass die Markscheiden der mehr peripherisch und der mehr zentral belegenen Schichten der Ganglien ein ganz verschiedenes Aussehen haben. Während das Nervenmark peripherisch gleichmässig konturiert und ohne irgendwelche andere Unterbrechung verläuft, als eine dann und wann vorkommende, übrigens schlecht begrenzte Lantermannsche Einschnürung (Fig. 7), ist es in den zentraleren Teilen des Ganglions augenfällig in durch lichte Zwischenräume getrennte Körnchen verschiedener Grösse geteilt (Fig. 8). Die Vergrösserung, bei welcher diese Beobachtung sich am Besten machen lässt, ist ungefähr mit Zeiss Apochrom. Obj. 2 mm Hom. Imm. + Comp. Oc. 6 (Vergrösserung 750 mal), jedoch genügt oft schon eine bedeutend geringere Vergrösserung (300 mal und weniger). Die Aufteilung in Körnchen tritt oft prägnanter in den etwas schmaleren Markscheiden hervor, wo sich die lichten Zwischenräume zwischen den Körnchen besser markieren. Aber auch die gröbsten Markscheiden zeigen oft eine sehr gut zu sehende Grobkörnigkeit und markieren dieselbe gut durch eine Ungleichheit in den Rändern. — Betreffend nun die Breite der peripherischen Schicht mit homogenem, ununterbrochenem Nervenmark, so ist diese

nicht immer gleich; man überzeugt sich jedoch leicht davon, dass dieselbe recht gut der peripherischen Schicht ungefärbter Zellen entspricht. Also, wo die Färbung der Zellen anfängt, fängt im Allgemeinen auch die Körnchenaufteilung des Nervenmarks an, und wird von dort an bis in die zentralsten Teile des Ganglions beobachtet. Die kleinen Abweichungen in der einen oder anderen Richtung von der exakten Übereinstimmung zwischen den beiden peripherischen Zonen sind so unbedeutend, dass sie meine hier ausgesprochene Ansicht nicht zu erschüttern vermögen und zwar umsoweniger, als man ohne Schwierigkeit konstatieren kann, dass gleichzeitig mit der abnehmenden Färbung der Zellen, wenn die Ganglien von jüngeren Tieren (neu ausgebrüteten bis 1 Monat alten) stammen, eine Zunahme der Markscheiden mit homogenem Nervenmark auf Kosten der mit körnigem Hand in Hand geht. Eine fernere Stütze für die Parallele zwischen Körnchenaufteilung des Nervenmarks und der Netzapparate in den Nervenzellen ist, dass auch die peripherischen Markscheiden mit Körnchenaufteilung reagieren, wenn in unmittelbarer Nähe des Ganglions eine osmiumsäurereduzierende Substanz (Fett, andere Markscheidenzüge) liegt, welche, wie früher erwähnt, Netzfärbung in den sonst ungefärbten peripherischen Zellen hervorruft.

Aus alledem scheint also zu folgen, dass, wie erwähnt, der Konzentrationsgrad der Osmiumsäure eine bedeutende Rolle spielt, und es ist jetzt auch nicht schwer mit nahe zur Hand liegenden Beispielen exakt zu beweisen, dass dies der Fall ist. Wenn wir nämlich Ganglien mit einer 0,5-proz. (anstatt wie gewöhnlich einer 2-proz.) Osmiumsäurelösung behandeln, so sehen wir mehrere Verschiedenheiten von dem Resultate mit 2-proz. Zunächst ist nämlich, und zwar soweit ich finden konnte, konstant, die peripherische Zone der ungefärbten Zellen bedeutend schmäler, ja nicht selten beobachtet man nun auch am meisten peripherisch in den Ganglien einige gefärbte Zellen,

ohne dass irgend eine der vorher erwähnten, Färbung hervorrufenden Substanzen unmittelbar nach aussen von denselben zu finden ist. Gleichzeitig damit konstatiert man auch mit Leichtigkeit, dass die peripherische Schicht von Markscheiden mit homogenem Mark entsprechend schmäler wird, während sonach Markscheiden mit Körnchenaufteilung des Markes immer näher der Ganglienperipherie drängen. Was nun anderseits die Frequenz und das morphologische Aussehen der gefärbten Netzapparate in den Zellen betrifft, so ist es Regel, dass nun auch im Ganglion eine geringere Anzahl ungefärbter Zellen angetroffen wird als wenn die Ganglien mit 2-proz. Osmiumsäure behandelt worden sind (zuweilen kann man kaum mehr als vereinzelt solche antreffen). Ebenso trifft man nun in der Regel im Innern des Ganglions Netzapparate mit plumpen Tropfenverdichtungen. Nichts ist sonach gewöhnlicher als dass man gerade in Ganglien, behandelt mit 0,5-proz. Osmiumsäure, alle die morphologischen Typen der Netze in ihrer vorher geschilderten topographischen Lage konstatieren kann, sonach innerhalb der peripherischen ungeschwärzten Zone zunächst feine diffuse Körnchen und Körnchenreihen, darauf eine Schicht mit relativ feinen und vollständigen Netzen, und schliesslich im Zentrum tropfenverdichtete Netze und plumpe Tropfen mit geringem oder keinem Rückstand der Netzanordnung. Wenn wir nun Ganglien mit 0,1-proz., also noch bedeutend schwächerer Osmiumsäurelösung behandeln, so bleiben allerdings einige peripherische Zellen ungefärbt, aber irgend eine ausgesprochene, peripherische Zone ungefärbter Zellen gibt es nicht mehr. Zahlreiche peripherische Zellen zeigen nämlich eine starke Färbung und nun sehr selten in Form von Körnchenreihen oder feinen Netzen, sondern so gut wie immer in Form von sehr plumpen Bildungen, zuweilen mit, zuweilen auch ohne irgend welche Reminiszenz der früheren Netzanordnung. Wir sehen sonach wie an derselben Stelle im Ganglion bei 2-proz. Osmiumsäure keine Färbungen, mit 0,5-proz.

schöne Netze und mit 0,1-proz. grobe tropfenverwandelte solche erhalten werden. Bei Behandlung mit 0,1-proz. sind auch so gut wie alle peripherischen Markscheiden deutlich körnig. Im Innern des Ganglions erhält man mit der 0,1-proz. Lösung auch zahlreiche gefärbte Zellen, meistens mit voluminösen, diffusen Tropfen, ein Teil derselben enthält jedoch keine solchen, sondern statt dessen Bilder über welche wir später weiter sprechen wollen. Man sieht nämlich in den Zellen lichte Hohlräume mit der Anordnung der Tropfen und ungefähr in der Grösse derselben, und zuweilen sind diese Hohlräume von einem osmiumgeschwärzten Ring begrenzt.

Ausser diesen Versuchen, welche ja eine sehr deutliche Sprache reden, habe ich jedoch auch andere vorgenommen, welche augenfällig in derselben Richtung gehen. Ich habe nämlich frische Ganglien mit Gefriermikrotom unmittelbar nach deren Aussezierung geschnitten und darauf die Schnitte mit 2-proz. Osmiumsäure während einer, der Einwirkung derselben auf gewöhnliche Ganglien entsprechend langen, Zeit behandelt. Das Resultat entspricht den Erwartungen, die man nach Vorerwähntem aussprechen konnte: die Ganglienzellen verbleiben, mit Ausnahme vereinzelter Zellen, die sehr feine, diffuse, schwarzgefärbte Körnchen zeigen, vollständig ungefärbt; die Markscheiden sind zuweilen körnig, zuweilen ebenmäfsig und glatt konturiert. Ich betone nun gleichzeitig, dass die Bilder, die man erhält, nicht dafür sprechen, dass die Technik (die Gefriermikrotomierung) irgend welchen nachteiligen Einfluss im höheren Grade ausübt. Die Zellen haben ihr Volumen sehr wohl beibehalten, die Zellenkerne haben normale Lage und Aussehen, und die Nervenfasern verlaufen augenscheinlich unverändert in ihren Bahnen. Um jedoch die Gefahr auszuschliessen, die möglicherweise in einer Behandlung mit Gefriermikrotomierung liegen könnte, habe ich auch frische Ganglien genommen, sie direkt in der 2-proz. Osmiumsäurelösung zerzupft und sie dann

ihre Zeit in derselben liegen lassen. Das Resultat hinsichtlich der Zellen wird dabei vollständig dasselbe wie das vorhergehende. Einen Unterschied gibt es jedoch hinsichtlich der Markscheiden, bei welchen ich an den Präparaten, die ich mit genannter Methode anfertigte, niemals eine Körnchenaufteilung entdecken konnte, sondern das Mark stets homogen gefärbt liegen sah.

Wir sehen wie schön dieses Resultat mit den andern, oben erwähnten übereinstimmt. Es zeigt nämlich deutlich, dass, wenn man die zentralen Zellen zu »peripheren« verändert, d. h. sie direkt der Einwirkung einer ungeschwächten Osmiumsäurelösung aussetzt, so verhalten sie sich vollständig wie die in der Peripherie des Ganglions belegenen Zellen bei gewöhnlicher Osmiumbehandlung.

Es existiert gleichwohl noch ein Faktor, der in gewisser Hinsicht Einfluss auf das morphologische Aussehen der Osmiumbilder ausübt. Es ist dies die Zeit der Einwirkung der Osmiumsäure. Man findet nämlich, dass, wenn man die Osmierung unterbricht, wenn die Färbung gerade in ihrem Anfange ist, so kann man oft zahlreiche Körnchenreihen an Stellen beobachten, welche vollständig analog denjenigen sind, an welchen bei längerer Osmiumsäureeinwirkung wohl ausgebildete Netze auftreten. Die Fähigkeit der Zeit die Bilder zu variieren ist jedoch ziemlich begrenzt und beschränkt sich in Wirklichkeit, soweit ich sehen kann, auf das oben angeführte Beispiel. Man sieht sonach z. B. niemals, dass die gleichmäfsigen feinen Netze durch langwierigere Osmiumeinwirkung in tropfenverwandelte solche übergehen, und anderseits ist es sicher, dass man auch nach langwieriger Osmierung Zellen finden kann, die fortwährend Körnchenreihen aufweisen. — Die Hauptsache ist und bleibt sonach der Konzentrationsgrad der Osmiumsäure.

Ich schliesse nun diese Abteilung der Untersuchung, indem ich in Kürze ihre Hauptpunkte resumiere:

1. Die mit Osmiumsäure färbbare Bildung im Protoplasma der Nervenzellen ist lediglich intrazellulär.

2. Sie bietet eine, alle Übergänge zu einander zeigende Serie morphologischer Typen dar (Fig. 1—6): diffuse feine Körnchen; Körnchenreihen; unvollständige und vollständigere Netze mit gleichdicken Fäden; Netze mit tropfenförmigen Verdickungen in den Maschen; Tropfen von steigernder Plumpheit mit mehr oder weniger deutlich ausgesprochenen Verbindungsfäden; und schliesslich voluminöseste Tropfen mit vollständig diffuser Verteilung, sonach ohne eine Spur von Netzanordnung.

3. Diese Verschiedenheiten der morphologischen Bilder stehen augenfällig — abgesehen von einer geringen Einwirkung der Zeit für die Osmiumbehandlung — in Beziehung zu dem verschiedenen Konzentrationsgrad, in welchem die Osmiumsäure die Zellen trifft, und zwar so, dass eine 2-proz. Lösung überhaupt nichts oder in vereinzelten Fällen feine, diffuse Körnchen färbt, während bei sinkender Stärke der Osmiumsäure die ganze Serie durchlaufen wird, um bei einer Konzentration von 0,1 % bei den sehr voluminösen Tropfen mit geringem oder gar keinem Rückstand der Netzanordnung anzulangen.

4. Im augenfälligen Zusammenhange mit den gefärbten und nicht gefärbten Zellenzonen in einem Ganglion steht auch eine Verschiedenheit im Aussehen der Markscheiden. In der peripherischen Zone der ungefärbten Zellen zeigt nämlich das Nervenmark möglicherweise in vereinzelten Fällen eine Lantermannsche Einschnürung, hat aber im Übrigen ebene Konturen und ist homogen gefärbt (Fig. 7); ungefähr gleichzeitig mit der Zellenfärbung

tritt auch eine deutliche Aufteilung des Nervenmarkes in gröbere oder feinere Körnchen auf (Fig. 8), und dieses Aussehen behalten die Markscheiden bis in das Zentrum des Ganglions hinein.

III.

Angesichts dieses Resultates, wirft sich nun die Frage zur Beantwortung auf: bei welchem Konzentrationsgrad gibt die Osmiumsäure das vitale Aussehen der Spinalganglienzellen am besten wieder? Bei einem Versuche diese Frage zu beantworten, braucht man jedoch sicherlich nicht die sämtlichen beobachteten morphologischen Variationen in die Diskussion aufzunehmen, sondern kann, schon aufgrund der gemachten Beobachtungen einen Teil derselben als teils sicher artefizielle Veränderungen, teils unvollständige Färbungen ausschliessen. Artefizielle Veränderungen sind unzweifelhaft die Tropfenverdichtungen, die im Netzapparate beobachtet worden sind, sowie die ganze von dort auslaufende Serie zu den Bildern, wo die voluminösen, diffus gelagerten Tropfen das einzige Osmiumgeschwärzte ausmachen; wir sehen ja nämlich, wie derartige immer plumper werdende Tropfen und immer geringere Rückstände der Netzanordnung bei Versuchen mit sinkender Konzentration der einwirkenden Osmiumsäurelösung auf Gebieten innerhalb der Ganglien entstehen, die denjenigen vollkommen entsprechen, auf welchen mit stärkerer Osmiumsäurekonzentration, gleichdicke, feine, elegante Netze zum Vorschein kommen. Was nun andererseits die feinen diffusen Körnchen und Körnchenreihen betrifft, so scheint es mir ebenso aus den vorgehenden Beobachtungen hervorzugehen, dass sie höchst wahrscheinlich nur als unvollständige Färbungen zu betrachten sind; wenn die Färbung mit etwas schwächerer Osmiumsäure vollständiger wird, entstehen Netze anstatt der erwähnten »Vorstadien«.

Die Frage kann sonach nicht unwesentlich wie folgt ververeinfacht werden: »Ist es die vor allem bei 2 %iger Osmiumsäurelösung hervortretende peripherische Zone ungefärbter Zellen, die das natürliche Verhältnis am exaktesten wiedergibt, oder hat hier möglicherweise die starke Osmiumsäure die Zellen künstlich verändert, so dass sich das Netz nicht länger darstellen lässt, und sind es sonach die Zellen mit gleichmässigen und feinen, osmiumgeschwärzten Netzbildungen, die ihr vitales Aussehen am besten beibehalten haben?

Nun erinnere ich jedoch nochmals an eine Tatsache, die unzweifelhaft als guter Leitfaden bei der Diskussion der sonach präzisierten Frage dienen kann; ich meine das verschiedene Aussehen der Markscheiden peripherisch und zentral in den Ganglien und die topographische Relation zwischen den verschiedenen Zellen- und Markscheidenbildern. Zu Beantwortung entsteht nämlich auch die Frage: Welches ist das vitale Aussehen des Nervenmarkes, ist es das homogene, das es in der Peripherie der mit 2 %iger Osmiumsäure behandelten Ganglien aufweist, oder das körnige, das es zentral zeigt? Können wir nun analysieren, welche Faktoren zur Darstellung dieser verschiedenen Markscheidenbilder wirksam sind, so können wir damit wahrscheinlich auch eine Richtschnur zur Gewinnung der Erkenntnis hinsichtlich des verschiedenen Aussehens der Zellen gewinnen.

Wir fragen uns dann: Was wissen wir von der Einwirkungsweise der Osmiumsäure auf Zellen und Gewebe? — Fangen wir beim Versuch dies in Kürze zu skizzieren mit den bekannten Untersuchungen an, die Alfred Fischer (19) vorgenommen hat. Er fasst seine Experimente mit Osmiumsäure in der These zusammen, dass dieser Stoff, allein angewandt, »ein sehr schwaches und unvollständiges Fällungsmittel« ist. In alkalischer Lösung oder in alkalischem Zelleninhalt fällt es überhaupt keine Eiweissstoffe; versetzt mit Säure fällt es Albumosen, Albumin

und Globulin, nicht aber Nukleoalbumin, Nukleïn und Nukleïnsäure aus Hefe.

Dieses Resultat ist nachher hinsichtlich der letzteren Eiweissstoffe von Berg (8) bestätigt worden und auch Tellyesniczky (78, 79) geht in seinen Beobachtungen von ähnlichen Resultaten analoger Experimente aus.

Nun versucht jedoch, wie bekannt, Fischer, die Resultate seiner Laboratorienversuche unmittelbar auf die Verhältnisse hinsichtlich lebender Zellen zu überführen und zwar auch betreffend die Einwirkung der Osmiumsäure. Er nimmt an, dass die Osmiumsäure auch in Zellen neutraler und alkalischer Reaktion keine Niederschläge hervorruft und fragt sich: Führt dieses Unvermögen der Osmiumsäure Artefakten hervorzubringen irgend welche Vorteile herbei? Diese Frage beantwortet er kategorisch mit: Nein! Er sieht sich nämlich genötigt anzunehmen, dass dieser Vorteil durch die Nachbehandlung mit Alkohol, die das osmiumsäurebehandelte Material der Einbettung wegen durchmachen muss, vollkommen illusorisch gemacht wird, denn dieser Alkohol muss, wenn er genügende Konzentration erreicht hat, gerade die Koagulation der Eiweissstoffe der Zellen hervorrufen, der vorher vermieden wurde, und die Schnitte stellen sonach in Wirklichkeit nicht ein Osmiumbild, sondern ein Alkoholbild mit dessen »Strukturen vortäuschenden Fällungen« dar.

Es kann scheinen, als ob gegen eine derartige Beweisführung nichts einzuwenden wäre. Trotzdem ist dies der Fall, ja es war sogar Fischer selbst vorbehalten uns zu zeigen, wo der Fehler lag. Er unternahm nämlich direkte Versuche an lebenden Tieren (20) und konnte hier, besonders an homogenen Pseudopodien von Amoeba proteus, bestimmt nachweisen, dass nach einer Zeit (24 St.) Einwirkung 1 %iger reiner Osmiumsäure eine Nachbehandlung mit Alkohol »weder äusserlich noch innerlich das Bild der osmierten Amöbe« zu verändern vermochte. Die Pseudopodien, deren Form und homogener Charakter während

der Einwirkung von Osmiumsäure unverändert blieben, zeigten sich auch nach der Alkoholbehandlung vollständig frei von irgend welchen »Strukturen vortäuschenden Fällungen«.

In Wirklichkeit lagen auch schon ehe diese Experimente gemacht wurden, Beweise vor, dass die osmierten Zellen ziemlich resistent sind. Schon die Experimente von Kaiserling und Germer (51), welche als die ersten systematischen Versuche, die Einwirkung von Fixierungsmitteln exakt zu studieren, berechtigten Wert besitzen, deuten in dieser Richtung, auch wenn sie nicht als völlig beweisend betrachtet werden können. Unzweideutig sind aber die Resultate, die man mit Flemmings Lösung erhält. Es muss nämlich als unzweifelhaft betrachtet werden, dass die bekannte, »peripherische Zone« bei dieser Fixierung ein Ausdruck für reine Osmiumsäurewirkung ist; hier kann sonach ein »Osmiumbild« beibehalten werden, trotz Chromsäure, Essigsäure und nachfolgendem Alkohol.

Nun ist es allerdings wahr, dass Fischer bezweifelt hat, dass die Osmiumsäure diese peripherische Zone verursacht, während er statt dessen die grösseren Voraussetzungen der Chromsäure hierfür (nämlich als bedeutend energischerer Eiweissfäller) hervorhebt, aber dies war, ehe er durch oben erwähnte Versuche mit Amöba kennen lernte, wie energisch die Osmiumsäure in Wirklichkeit einwirkt, trotz ihres geringeren Fällungsvermögens, und seine späteren Aussprüche (20) machen es auch wahrscheinlich, dass er seine Meinung geändert hat.

Angesichts dieser durch Experimente und direkte Beobachtungen gewonnenen Erfahrungen, können wir nun allmählich zu einem gewissen Verständnis der Wirkungsweise der Osmiumsäure gelangen. Erstens einmal muss die Unveränderlichkeit der Osmiumbilder trotz der mangelhaften Fähigkeit der Osmiumsäure die Eiweissstoffe der Zellen zu fällen, uns mit Notwendigkeit zu der Annahme führen, dass die Osmiumsäure eine grosse Affinität zu diesen Stoffen besitzt, mit ihnen Verbindungen ein-

geht und dadurch — wenigstens wenn sie in genügend starker Konzentration einwirkt — die Einwirkung hindert, welche sonst z. B. Alkoholnachbehandlung oder Chromsäure augenblicklich ausüben würden. Ja, die Affinität ist augenscheinlich so gross, dass die Osmiumsäure, wenn sie wie in der Flemming'schen Lösung gleichzeitig mit Chromsäure (= peripherisch) einwirkt, vollständig die Oberhand über letztere gewinnt und zwar trotz der grossen, eiweissfällenden Eigenschaften derselben. Es ist vielleicht nicht unmöglich, dass hierbei die verschiedene Permeabilität der »Plasmahaut« (Overton) mit einspielt; auf alle Fälle handelt es sich hier offenbar um eine schnelle und kräftige Einwirkung, auch wenn diese nun nicht so prinzipiell grundverschieden von derjenigen aller übrigen Fixierungsmittel ist, wie Fischer es annimmt. — Aber, zweitens müssen wir den Schluss ziehen, dass auch die »Osmiumzelle« allmählich koaguliert, denn es muss als unzweifelhaft gelten, dass in den eingebetteten und geschnittenen Osmiumsäurepräparaten die Zellensubstanz sich in festem Zustande befindet. Da jedoch auch dabei eine prinzipielle Veränderung im Aussehen der Osmiumzelle nicht stattfindet, so müssen wir mit Fischer (20) vermuten, »dass es sich um eine äusserst langsame Coagulation handelt, bei der es infolge dieser Langsamkeit, nicht zur Abscheidung gröberer Partikelchen kommt. Der Prozess würde äusserlich an eine Gelatinierung erinnern«.

Gleichwohl muss bei Beurteilung der Wirkungsweise der Osmiumsäure, noch eine Tatsache von grösster Bedeutung mit in Rechnung gezogen werden. Es ist dies die Einwirkung der Diffusion. Es ist nämlich, wie Tellyesniczky hervorhebt, gerade auf Grund der Diffusion vollkommen unrichtig, das Resultat der Kaiserling-Germerschen und der Fischerschen Experimente mit isolierten Zellen auf Gewebe zu überführen, die in toto der Einwirkung von Osmiumsäure ausgesetzt wurden, und er gibt auch in seiner Schilderung über die Wirkungsweise der Flemmingschen Lösung eine interessante Stütze dafür.

dass es gerade die schlechtere Diffusionsfähigkeit der Osmiumsäure ist, welche bewirkt, dass diese im Innern des Objektes nicht mehr eine so energische Wirkung ausübt. Dieser Auffassung wird ja auch von den Histologen allgemein gehuldigt, und Fischers (20) auf den hohen Gasdruck der Osmiumsäure gestützte, entgegengesetzte Ansicht, laut welcher die Osmiumsäure mit grosser Hastigkeit (163 m pro Sekunde) das Objekt durchsetzen solle und in Mischungen mit anderen Fixierungsmitteln diese überholen solle, kann nur beweisen, dass diese theoretische Berechnung — wahrscheinlich auf Grund des Hinzukommens chemischer Bindung der Osmiumsäure — nicht Stand hält.

Damit sind wir mitten in der Kardinalfrage selbst, ob überhaupt und in diesem Falle unter welchen Bedingungen die Osmiumsäure wirklich dem Zweck der Fixierung entspricht, die Zellen womöglichst in unverändertem, den lebendigen Verhältnissen ähnlichem Zustand zu erhalten. Hierauf antwortet Tellyesniczky: Da es die erste Bedingung eines guten Fixierers ist, ein guter Eiweissfäller zu sein, müssen wir der Ansicht sein, dass reine Osmiumsäure mit ihrem Unvermögen Eiweissstoffe zu fällen, ein schlechter Zellenfixierer ist, während die Essigsäurekombinationen zu den besten Fixierern gehören; der Essigsäure fällt dabei die Aufgabe zu, den Zelleninhalt sauer zu machen, und wenn dies geschehen ist, kommt die langsamer diffundierende Osmiumsäure nach und wirkt auf den sauern Zelleninhalt als »ein ausgezeichneter Eiweissfäller.« Ich muss nun zugeben, dass ich, trotz meiner Bewunderung für Tellyesniczkys klarer Fragestellung, mich in dieser Prinzipfrage nicht auf seine Seite stellen kann. Wir haben ja aus Vorstehendem ersehen, dass reine Osmiumsäure, trotz ihres Unvermögens Eiweissstoffe zu fällen, doch eine wunderbare Fähigkeit besitzt, den Zelleninhalt in einer naturtreuen Form zu konservieren, und ausserdem, dass sich dieses Osmiumbild

unverändert während der Nachbehandlung beibehält; und ich muss bei solchen Prämissen die Schlussfolgerung berechtigt finden, dass wir, theoretisch betrachtet, gerade in einer solchen Behandlung eine „gute“ Fixation zu sehen haben. Dem Zwecke der Fixierung, den Tellyesniczky mit vollem Rechte betont hat, nämlich dass dieselbe eine vollständige Koagulierung des Zelleninhalts bewirken soll, wird dadurch in keiner Weise widersprochen; eine solche tritt, wie erwähnt, unzweifelhaft allmählich in der Osmiumzelle ein. Es ist nur das willkürlich aufgestellte Prinzip, dass die Koagulation augenblicklich eintreten soll, dessen Richtigkeit dadurch bezweifelt wird. Ich kann jedoch nicht einsehen, warum es nicht rationeller sein sollte, anstatt einer derartigen Forderung jene aufzustellen, dass die Koagulation auf die Art und Weise vor sich gehen soll, die gerade in der neutralen oder alkalischen Osmiumzelle auftritt, nämlich so, dass es bei derselben nicht zur Abscheidung gröberer Partikel kommt: dass also, physikalisch-chemisch ausgedrückt, bei Übergang der Kolloidlösung (des Hydrosols) in Hydrogel die Phasen des heterogenen Systems mit unsern jetzigen Vergrösserungen mikroskopisch nicht unterschieden werden können. Ich will nun nicht unterlassen zu betonen, wie nahe dieser Gedankengang übereinstimmt mit dem von Tellyesniczky etwas unterschätztem Prinzipe, das den fixierungs-theoretischen Betrachtungen Sjöbrings (66) zu Grunde liegt und ihn dazu bewog, das — sowohl nach seiner wie Tellyesniczkys Auffassung zu Fixierungszwecken der Osmiumsäure nahe verwandte — Formol als Plasmafixierer par préférence zu empfehlen.[1])

[1]) Nachdem das Manuskript schon fertig war, erschien eine neue, interessante Arbeit von Tellyesniczky (Ruhekern und Mitose, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 66, H. 3), wo er, insofern ich einsehen kann, seine fixierungstechnische Auffassungen nicht unwesentlich modifiziert hat. In der Tat scheint er sich dem Standpunkt genähert zu haben, welchen ich oben — wie man sieht, eben als Gegensatz gegen T.'s frühere Ansicht — eingenommen habe. Ich kann hier nur auf den Aufsatz T.'s hinweisen.

Nun ist es allerdings wahr, dass die Diffusionsverhältnisse, wie Tellyesniczky bemerkt, den Wert der Osmiumsäure als Stückfixierer bedeutend herabsetzen, aber es ist augenfällig, dass dies nicht die debattierte Prinzipfrage berührt, sondern nur die Detailfrage aufstellt: Unter welchen Bedingungen vermag die neutrale Osmiumsäure am besten ihre unzweifelhaft guten fixatorischen Eigenschaften zu entwickeln? Wir sehen, dass wir hiermit auf theoretischem Wege bei derselben Frage angelangt sind, wie sie sich aus vorliegenden Spinalganglienuntersuchungen ergab: Konserviert die Osmiumsäure das Zellenaussehen am besten peripherisch im Ganglion, wo sie direkt und hastig einwirken kann, oder ist dies der Fall in den zentralen Teilen des Ganglions, wo die Osmiumsäure auf Grund ihrer schlechten Diffusionfähigkeit erst allmählich und in langsam steigender Konzentration einwirkt? Wir müssen diese Spezialfrage leider dahin beantworten, dass unsere Kenntnisse noch nicht genügend exakt sind, und ich referiere daher nur in grösster Kürze die Vermutungen, die in dieser Sache geäussert worden sind. Ich verweise dann zuerst auf den Streit, der betreffend die peripherische, homogene Schicht in Präparaten, fixiert mit Flemmings Lösung, stattgefunden hat und hebe nur hervor, dass die Ansicht Rawitz' (63) über eine »Zertrümmerung des Kerngerüstes« in dieser peripherischen Zone zufolge einer »stürmischen Einwirkung der Osmiumsäure«, wie bekannt keineswegs von Flemming (21) selbst geteilt wird, der statt dessen das schlechte Hervortreten der Kernstrukturen daselbst nur den schwachen Differenzen in der lichtbrechenden Fähigkeit zuschreibt, welche die verschiedenen Kernsubstanzen nach Einwirkung von Osmiumsäure aufweisen. Tellyesniczky scheint sich mehr Rawitz' Anschauungsweise zuzuneigen, wenn er über die »ungünstige Wirkung« in der peripherischen Schicht spricht; diese seine Auffassung ist jedoch wohl viel mehr als eine Konsequenz seiner oben angeführten Grundprinzipe für die Fixierung als etwas direkt erwiesenes zu

deuten.[1]) Schliesslich will ich erwähnen, dass sowohl Kopsch wie v. Bergen ohne jede Erläuterung eine »Überfixierung« der peripherischen Zellen bei Einwirkung von 2prozentiger Osminiumsäure auf Spinalganglien annehmen.

Können wir also noch nichts Gewisses sagen, so gibt es doch auf jeden Fall zwei nicht unwichtige Sachen, die uns bei einem Versuche, experimentell eine Lösung dieser Frage zu finden, als Richtschnur dienen können. Die erste derselben ist das Prinzip, das schon Kaiserlings und Germers erwähnten Versuchen zu Grunde lag und später auch gewissermaſsen Tellyesniczky zum Ausgangspunkte diente, nämlich dass die Fixierungsmittel, welche die Zellenmasse und die Zellenvolumen am besten konservieren, diejenigen wären, welche das grösste Vertrauen verdienen. Es ist offenbar, dass in diesem Prinzipe eine Einseitigkeit steckt, die leicht einzusehen ist, aber die Schwächen des Prinzipes werden sicherlich bedeutend gemildert, wenn man ihm den folgenden, für unsere speziellen Zwecke vollständig genügenden, modifizierten Wortlaut gibt: Wenn ein und dasselbe Fixierungsmittel unter verschiedenen Bedingungen verschiedene Wirkungen hat, so ist dasjenige Bild von theoretischem Standpunkt aus betrachtet das am meisten vertrauenerweckende, bei welchem Zellenmasse und Zellenvolumen am exaktesten konserviert werden.

Den zweiten Leitfaden zum Versuche, das Problem zu lösen, können wir, glaube ich, in den Studien finden, die betreffs der Morphologie der Markscheiden und des Einflusses der Osmiumsäure auf dieselbe vorgenommen worden sind. Es würde uns jetzt zu weit führen, über die ganze umfangsreiche Literatur zu berichten, welche diese Sachen berührt, und ich beschränke mich daher darauf, einige spezielle Untersuchungen von direkterem Interesse hervorzuheben. Zunächst erinnere ich daran, dass

1) S. jedoch die Note pag. 323.

intakte Nervenfaser bei Untersuchung an lebenden Tieren (ältere Amphibienlarven) einfache, nicht unterbrochene Konturen zeigen [Kölliker (52)], eine Ansicht, der schon Max Schultze und Rudneff (65) Ausdruck geben, wenn sie hervorheben, dass das osmierte Nervenmark »ein homogenes Aussehen behält[1]) oder sehr blasse Andeutungen fein kugeliger Struktur zeigt.« Diese Beobachtung, deren Wert keineswegs dadurch erschüttert wird, dass man hier und da bei Untersuchung frisch getöteter Tiere in »unschädlichen« Medien Unterbrechungen des Nervenmarks sehen kann, ist auch ein kräftig beitragendes Moment dazu gewesen, dass Kölliker (l. c.) zu der bestimmten Überzeugung gekommen ist, dass alle die »inneren Einrichtungen« (Schmidt-Lantermannsche Einschnürungen, »Markkegel«, Lantermannsche »Marknetze«, Neurokeratinnetze, Golgische Fäden«), die man später — teilweise auch mit Osmiumsäure — in Markscheiden darstellen konnte, sämtlich Kunstprodukte sind und, wie Fürst (22) es ausdrückt, »nur auf der verschiedenen Einwirkung jedes Behandlungsmittels auf die verschiedenen Stoffe des Myelins und auf den Verhältnissen, unter welchen das Reagens einwirkt«, beruhen. »Frisches Nervenmark ist eine ganz gleichartige, zähflüssige Masse« (Kölliker). — Diese Meinung ist gleichwohl nicht allgemein angenommen worden. Wir sehen z. B., wie Prenant (62) unbedingt eine ganz entgegengesetzte Ansicht vertritt: »la gaine de myéline« sagt er (s. 392) »présente des interruptions de diverses formes«, und darauf folgt eine kategorische Hinweisung auf dieselben.

Eine abweichende Ansicht ist in letzter Zeit auch von Chiò (18) dargestellt worden. Seiner Meinung nach ist das Nervenmark vital in dicht nebeneinander liegenden Tropfen aufgeteilt, und gerade dadurch, sagt er, wird man unbefangen die verschiedenen Bilder erklären können, die man bei Behandlung mit

[1]) von mir gesperrt.

Osmiumsäure erhält. Wenn nämlich die Osmiumsäure nur dazu gelangt, die kortikalen Teile der Tropfen zu färben, so entsteht das Bild eines Lantermannschen Netzes; ist der ganze Tropfen durchfärbt, so erhält man auf Grund des grösseren Diameters des zentralen Teiles der Tropfen das Bild kleiner schwarzer Körner auf grauem Boden; wenn schliesslich die Osmiumsäure noch nicht so weit vorgedrungen ist, dass sie den zentralen Teilen der Tropfen die Oberhand in der Farbe verleiht, so entsteht in einem gewissen Augenblick das Bild einer vollständig homogenen Färbung des Nervenmarks. Mit dieser Erklärung folgt auch die Auffassung, dass sowohl die starken wie die schwachen Osmiumsäurelösungen der Reihe nach die verschiedenen Bilder darstellen werden und zwar nur mit dem Unterschiede, dass das Schlussstadium (kleine schwarze Körner auf grauem Boden) in kürzerer Zeit mit einer starken Lösung als mit einer schwachen solchen erreicht werden kann.

Diese neue Auseinandersetzung ist für uns von um so grösserem Interesse als sie die erste ist, die so konsequent festzustellen sucht, dass das Nervenmark vital in Tropfen eingeteilt ist — dieselbe Aufteilung also, die in den zentralen Teilen der mit 2 proz. Osmiumsäure behandelten Spinalganglien zu finden ist. Indessen will ich jedoch schon jetzt hervorheben, dass mehrere Beobachtungen die Hypothese Chiòs unhaltbar machen. Erstens einmal kann man ihm schon auf seinem eigenen Gebiete widerlegen; starke Osmiumsäurelösung (1—2 proz.) bewirkt nämlich, sei die Behandlung auch noch so kurz, niemals Chiòs »erstes Stadium« [= Lantermannsche Netze], und zweitens widersprechen schon mehrere meiner eigenen Beobachtungen seinen Annahmen. Wie lange man auch Ganglien in 2 proz. Osmiumsäurelösung liegen lässt, so verbleibt die peripherische Zone homogen aussehender Markscheiden doch bestehen und wie lange man auch Ganglien, die unmittelbar nach der Aussezierung in 2 proz. Osmiumsäure zerzupft wurden, in dieser

Lösung liegen lässt, so entstehen gleichwohl keine Markscheiden mit Chiòs »Schlussstadium« (= Kornaufteilung). Ich bin in Wirklichkeit davon überzeugt, dass Chiòs Methodik nicht die beste gewesen ist um diese Frage definitiv abzumachen. Teils hat er nämlich keine stärkere Osmiumsäurelösung als eine 1 proz. verwendet, teils hat er, indem er nur Präparate untersuchte, die er durch Zerzupfung der in toto osmierten Nerven anfertigte, sich unzweifelhaft der Möglichkeit ausgesetzt, das eine Mal zur Beobachtung Markscheiden zu bekommen, die peripherisch lagen, und das andere Mal solche zu bekommen, bei welchen das Gegenteil zutrifft; und die Verschiedenheiten im Markscheidenbilde, die man im Zusammenhang mit diesen topographischen Verschiedenheiten gespürt hat, und die interessante Analyse, die man vorgenommen hat, um die Ursachen zu ihrem Entstehen zu erforschen, dürften doch der geschichtlichen Darstellung nach, die Chiò gibt, ihm nicht unbekannt gewesen sein und hätten von ihm nicht so unbeachtet gelassen werden dürfen, wie es der Fall gewesen ist.

In Wirklichkeit sind nämlich diese Untersuchungen, obgleich von geringer Anzahl, doch von allergrösstem Interesse. Der erste, der eine systematische Analyse in dieser Richtung unternahm, ist Pertik (60), und der Ausgangspunkt seiner Betrachtungen ist eine besonders eingehende komparative Studie über Nervenmark und »myelinogene Substanz«, wobei er beweisen will, dass Nervenmark gerade eine solche und zwar die homogenste ist. U. a. weist er auf den grossen Einfluss hin, den das Wasser auf beide auszuüben vermag, indem es die Entwickelung von »Myelinformationen« und deren schliessliche vollständige Verflüssigung bewirkt. Indem er dann zu einer Untersuchung über die Einwirkung der Osmiumsäure auf myelinogene Stoffe schreitet, findet er, dass die Osmiumschwärzung erst nach Entwickelung von Myelinformationen eintritt, wobei er auch beobachtet, dass, je schwächer die Osmiumsäurelösung ist, desto voll-

ständiger geschieht die Überführung von myelinogenen Substanzen in solchen; schliesslich, bei sehr starken Verdünnungen, tritt sogar eine Verflüssigung ein. Dasselbe findet nun, wie er sagt, auch hinsichtlich der Markscheiden statt, und »wie die myelinogenen Extrakte, so verbindet sich also auch das Nervenmark mit der Osmiumsäure unter Entwickelung von Myelinformationen. Bei Anwendung von 0,75—1 proz. Lösung beschränkt sich diese Entwickelung auf die ersten Augenblicke der Einwirkung und steht mit der auftretenden Färbung alsbald still.«

Es war Boveri (14) vorbehalten, diese grundlegenden Untersuchungen Pertiks zu modifizieren und schärfer zu präzisieren. Er hebt nämlich hervor, dass, wenn die Entwickelung von Myelinformationen mit immer stärkeren Verdünnungen der Osmiumsäurelösungen immer mehr zunimmt und der Charakter derselben sich immer mehr denjenigen nähert, die bei reiner Wassereinwirkung entstehen, so muss man daraus die Schlussfolgerung ziehen, dass nicht die Osmiumsäure, sondern das mit ihr konkurierende Wasser die Bedingungen für das Auftreten von Myelinformationen liefert. Die Osmiumsäure selbst ist im Gegenteil hinderlich für das Entstehen von Myelinformationen, und ihre Beteiligung an diesem Prozesse äussert sich nur darin, »dass sie die Wirkung des Wassers je nach ihrer Stärke in bestimmter Weise modifiziert«. Angesichts dieses Resultates analysiert er darauf die Einwirkung einer 0,5 proz. Osmiumsäurelösung auf Nerven. Bei diesen Versuchen, sagt er, werden die peripherisch in den Nerven liegenden Nervenfasern unmittelbar von dieser 0,5 proz. Lösung bespült und je näher die Fasern dem Zentrum der Nerven liegen, in desto stärkerer Verdünnung werden sie von der Osmiumsäure getroffen. Welches ist nun, fragt er sich, in dem mikroskopischen Präparate das sichtbare Resultat davon, dass die Osmiumsäure auf diese Weise in verschiedenen Konzentrations-

graden auf die verschiedenen Schichten des Präparates einwirkt. Die Antwort auf diese Frage lautet, dass »nur die ganz peripher gelegenen Fasern ihr Aussehen bewahren, die übrigen aber um so stärker verändert sind, je näher sie der Achse des Nervens liegen«. Die peripherischen Fäden haben nämlich vollkommen sowohl die Formen und Dimensionen, als auch das ganze homogene Aussehen der lebendigen Faser bewahrt«, während, je näher man dem zentralen Teile des Nerves kommt, desto mehr nehmen die Nervenfäden ein verändertes Aussehen an, welches — trotz der etwas unsicheren Analyse, welche Boveri über die morphologischen Charaktere desselben machen konnte — unzweifelhaft mit den Bildern des kornaufgeteilten Nervenmarkes identisch sein dürfte, welche ich in den zentralen Teilen der mit 2 proz. Osmiumsäure behandelten Ganglien beobachtet habe. Ich habe ja nämlich, wie schon erwähnt, dieses Bild auch in Ganglien konstatiert, die mit 0,5 proz. Osmiumsäurelösung behandelt wurden, und ich erinnere auch daran, dass ich bei diesen Versuchen die peripherische Schicht von homogen gefärbten Markscheiden — und ebenso die peripherische Schicht ungefärbter Ganglienzellen — recht schmal und vor allen Dingen deutlich schmäler gefunden habe, als bei Versuchen mit 2 proz. Osmiumsäure; eine Beobachtung, die sonach vollständig mit Boveris oben zitiertem Ausspruche harmoniert, dass bei einer derartigen Konzentration »nur die ganz peripher gelegenen Fasern ihr normales Aussehen bewahren«.

Das Prinzip, welches Boveri sonach aus guten Gründen aufstellt, ist also das, »dass die Osmiumsäurelösung bei richtiger, d. h. solcher Konzentration, bei der nicht nebenbei das Wasser zur Wirkung kommen kann (zwischen 0,5 und 1 Prozent) und bei direkter Einwirkung die Markscheide lebender Fasern so zu konservieren vermag, dass wir aus den so erhaltenen Bildern sichere Schlüsse auf die normale Form und Struktur derselben ziehen können«.

Nach Boveri haben eigentlich nur Gad und Heymans (26) zu dieser Prinzipfrage etwas hinzuzufügen gehabt. Sie zeigen, dass, wenn man »Myelin« aus Markscheiden in 90 proz. Alkohol löst, den Alkohol abdampft, den Rückstand mit Äther extrahiert und die Lösung dann eindunstet, so wird ein Körnchen dieser eingetrockneten Masse erst gefärbt, nachdem es durch Berührung mit Wasser zur Anschwellung gebracht wurde. Gleichwohl ist diese Beobachtung durchaus nicht mit dem Prinzipe unvereinbar, das Boveri aufgestellt hat, denn nichts widerspricht der Annahme, dass das Nervenmark schon vital so wasserhaltig sein kann, dass keine weitere Wassereinwirkung direkt notwendig zur Färbung und Fixierung ist, und dass sonach die Wassereinwirkung bei Osmiumsäurebehandlung in Wirklichkeit zuerst in denjenigen Markscheiden zu Stande gekommen ist, die ihr homogenes Aussehen verloren haben.

Auf alle Fälle müssen wir jedoch diese Beobachtungen Pertiks und Boveris als einen bestimmten Leitfaden betrachten, wenn wir nun dazu übergehen, experimentell eine Lösung der Frage zu finden, die wir zur Beantwortung aufstellten: »Ist es — in den mit 2 proz. Osmiumsäurelösung behandelten Spinalganglien — die peripherische Schicht ungefärbter Zellen, die ihr vitales Aussehen am besten konserviert hat, oder ist dies vielmehr der Fall mit den mehr zentral gelegenen Zellen, die osmiumgeschwärzte Netze aufweisen?« Wir haben gesehen, wie die peripherische Schicht ungefärbter Zellen recht wohl topographisch mit den homogengefärbten Markscheiden übereinstimmt; wir haben gesehen, wie ein Forscher mit Köllikers Autorität ein derartiges Aussehen der Markscheiden als dem vitalen Aussehen am besten entsprechend betrachtet, und wir sehen nun, wie Boveri der Meinung ist, dass, so lange die Markscheiden bei Osmiumsäurebehandlung ein derartiges Bild aufweisen, man auch die Garantie dafür hat, dass die Osmiumsäure in der Weise eingewirkt hat, dass das mit derselben

konkurrierende Wasser nicht zur Wirkung kommen konnte. Wir sind dann gezwungen uns zu fragen: ist vielleicht, ebenso wie das Auftreten der Körnchenaufteilung in den Markscheiden, so auch das Vorkommen von osmiumgeschwärzten Netzen in den zentraleren Ganglienzellen durch eine Wassereinwirkung verursacht?

Das Experiment, zu welchem diese Frage Veranlassung gibt, ist sehr einfach. Es handelt sich augenfällig darum festzustellen, welche Veränderungen möglicherweise in den Zellenbildern entstehen, wenn die Ganglien zuerst einer verschieden langwierigen Wassereinwirkung ausgesetzt und erst dann mit 2%iger Osmiumsäurelösung behandelt werden. Hier erhält sonach das Wasser Gelegenheit vollständig unabhängig von der Osmiumsäure einzuwirken; bestätigen oder widersprechen dann die Resultate derartiger Versuche der Vermutung, die wir oben dargestellt haben?

Bei Beantwortung dieser Frage dürfte es, glaube ich, vorteilhaft sein, zuerst einen objektiven Bericht über die Befunde bei einer derartigen Untersuchungsserie zu geben, ehe ich zu den Schlussfolgerungen übergehe, und ich werde auch hinsichtlich einiger anderer Experimente von grösserer Bedeutung demselben Prinzipe folgen; es dürfte dadurch nämlich leichter sein zu beurteilen, ob meine Schlussfolgerungen wirklich berechtigt sind. Dem objektiven Berichte über die Untersuchungsserie füge ich unmittelbar die Variationen an, — dieselben sind, soweit ich beurteilen kann, niemals prinzipieller Natur — welche ich bei widerholten Experimenten analoger Art beobachtet habe. Ich gehe sonach zu einem Referate einer Versuchsserie mit primärer Wasserbehandlung und darauf folgender Behandlung mit 2%-iger Osmiumsäurelösung über. Das Untersuchungsmaterial war im vorliegenden Falle Ganglien von einem ungefähr $2^1/_2$ Monate altem Huhne. Sowohl die Wasser- wie die Osmium-

säureeinwirkung geschah bei Zimmertemperatur. Parallelversuche mit direkter Behandlung mit 2 %-iger Osmiumsäure zeigten, dass nach 15 Tagen zahlreiche Netzapparate mit gewöhnlicher Lokalisation zentral im Ganglion gefärbt waren.

H_2O 1 St. — 2 % OsO_4 21 Tage. Sämtliche peripherische Zellen gefärbt. die meisten mit grossen plumpen Körner, alle ohne Spur von Netzanordnung. Die zentraleren Zellen grösstenteils gefärbt, mit in der Regel etwas kleineren, obgleich doch ziemlich groben Körnern; hier und da ein deutlicher Rest von Netzanordnung. Die Zellen zeigen überall einen deutlichen perizellulären Schrumpfraum. — Die Markscheiden erscheinen geschwollen und überall, wo sie nicht allzu dunkelfarben und grob sind, ist eine Körnchenaufteilung des Nervenmarks deutlich wahrnehmbar. Diese verschmelzt hier und da zu einem zusammenhängenden Netz, kann aber doch bei stärkerer Vergrösserung meistenteils in einzelne Körnchen aufgelöst werden.

H_2O 4 St. — 2 % OsO_4 16 Tage. Jede Zelle gefärbt, mit groben, öfters sogar ausserordentlich plumpen Körnern, die ohne eine Spur von Netzanordnung so gut wie die ganze Zelle ausfüllen. Die Zellen stets von ihrer Kapsel deutlich retrahiert. — Markscheiden teils mit grossen schwarzen Körnern. teils auch, das Bild einer augenfälligen Netzstruktur zeigend, die weitmaschig und von feinen schwarzen Fäden aufgebaut ist.

H_2O 1 Tag — 2 % OsO_4 16 Tage. Sämtliche Zellen zeigen osmiumgeschwärzten Inhalt, diesen aber nun in Form von schwarzen, ständig geschlossenen Ringen mit lichtem Zentrum. Die Ringe von meistenteils mäfsiger Grösse, zuweilen doch grosse Dimensionen erreichend, zuweilen recht klein. Die Ringe stets von einander geschieden; nirgends Zeichen einer Netzanordnung. Grosse, pericelluläre Schrumpfräume. — Markscheiden grösstenteils zu Netzen verwandelt. (Fig. 10.)

H_2O 4 Tage — 2 % OsO_4 17 Tage. Die Zellen hochgradig geschrumpft, geben den Eindruck, als wenn sie zusammengefallen wären und sind licht; nur in einigen von ihnen befinden sich feine schwarze Körnchen. — Die Markscheiden sämtlich mit Netzverwandlung des Markes; das Netz hat oft sehr grobe Maschen.

H_2O 8 Tage — 2 % OsO_4 18 Tage. Die Zellen geschrumpft, durchaus ungefärbt. — Ein Teil Markscheiden zeigen noch ein schwarzgefärbtes Netz; die meisten werden aber nicht mehr von der Osmiumsäure gefärbt.

Dieser Beschreibung will ich nun eine fernere Beobachtung anfügen, nämlich die, dass, wenn die primäre Wasserbehandlung

kürzere Zeit als 1 Stunde dauert, so erhält man in den peripherischen Zellen, anstatt plumper, diffus gelagerter Körner, Bilder, wo eine deutliche Netzanordnung noch zu sehen ist, und man kann sogar (nach ungefähr $^1/_2$ stündiger Wassereinwirkung) in der peripherischen Schicht des Ganglions auch mehr oder weniger zahlreiche Zellen mit hübschen, gleichmäfsigen Netzapparaten oder feinen Körnchenreihen finden.

Die Variationen im Resultate, die ich bei wiederholten analogen Experimenten erhalten habe, sind zweierlei Art: teils spielt, worauf ich später näher eingehen werde, die Temperatur des einwirkenden Wassers insofern eine gewisse Rolle, als die Entstehung und besonders die fortschreitende Veränderung der osmiumgeschwärzten Bilder innerhalb gewisser Grenzen durch Wärme beschleunigt und durch Kälte verlangsamt werden; teils erhält man oft kein so gleichmäfsiges Aussehen sämtlicher Zellen im Ganglion wie in obenstehender Versuchsserie, sondern man kann z. B. schon nach einer kürzeren Wassereinwirkung zuweilen finden, dass Zellen mit solchem Aussehen, wie es in der berichteten Versuchsserie nach eintägiger Wasserbehandlung gefunden wurde, Seite an Seite mit Zellen mit durch und durch gefärbten, diffus gelagerten Körnern und sogar Zellen mit Resten von Netzanordnungen angetroffen werden. Ebenso kann man, wenn das Wasser solange einwirken konnte, dass die grösste Anzahl Zellen osmiumgeschwärzte Ringe zeigten, nicht selten einen Teil mit durch und durch gefärbten Körnern antreffen und einen anderen Teil, der schon — wie nach 4 tägiger Wasserwirkung in obenerwähnter Versuchsserie — hochgradig geschrumpft und ungefärbt ist.

Indessen sind, wie ich vorher erwähnt habe, diese Variationen meiner Auffassung nach ohne Bedeutung für die Prinzipfrage, zu deren Klarlegung die fraglichen Experimente angestellt worden sind. Immer spüren wir nämlich den augenfälligen Einfluss, den das Wasser auf das Aussehen der

Zellenbilder ausübt. Wir sehen, wie unter dieser Wassereinwirkung die peripherische Zone nicht osmiumgeschwärzter Zellen verschwindet, wie das Wasser zuerst osmiumgeschwärzte Körnchenreihen und Netze in diesen Zellen bewirkt, und wie später, unter fortgesetzter Einwirkung des Wassers, die Netzanordnung ganz und gar verschwindet und dieselben Bilder (diffus gelagerte, plumpe Körner) auftreten, die wie oben als auszeichnend für die sehr schwache (0,1 $^0/_0$-ige) Osmiumsäurelösung bezeichneten. Ebenso wie wir also vorher die Relation der verschiedenen Zellenbilder zu den verschiedenen Konzentrationsgraden der Osmiumsäure konstatieren konnten, so haben wir nun auch gesehen, dass dieselbe Serie von Veränderungen in den Zellenbildern bei fortschreitender primärer Einwirkung des Wassers entsteht. Wir müssen sonach mit **ja** die Frage beantworten, welche den angestellten Experimenten zu Grunde lag. Die beobachteten Verschiedenheiten müssen gerade dadurch verursacht sein, dass, je schwächer der Konzentrationsgrad der Osmiumsäure ist, desto mehr vermag das mit derselben konkurrierende Wasser — das Lösungsmittel für die Osmiumsäure — seinen Einfluss auszuüben. Die starke Lösung vermag den Einfluss des Wassers zu verhindern, — die Zellen verbleiben ungefärbt; die schwache oder die durch Diffusion geschwächte Lösung vermag dies immer weniger, — Osmiumschwärzung entsteht und entwickelt sich nach dem bekannten Schema.

Einen weiteren Beweis hierfür machen die Markscheiden aus. Bei Primärbehandlung mit Wasser verschwinden auch die gleichmäfsigen, homogen gefärbten Scheiden und es entsteht eine Veränderung, die, wenn sie näher analysiert werden kann, gerade in einer Kornaufteilung besteht, — dasselbe Bild also, das bei Einwirkung einer schwachen Osmiumsäurelösung zu sehen ist.

Gleichwohl bleiben die Veränderungen bei der primären Wassereinwirkung nicht auf diesem Punkte stehen, sondern

schreiten sowohl in den Zellen wie in den Markscheiden weiter fort. Was zunächst die ersteren betrifft, so sehen wir nun ausserordentlich schön ein Zellenbild entstehen, das, wie wir schon vorher andeutungsweise berührten, zuweilen bei Behandlung mit 0,1 %-iger Osmiumsäure auftritt. Wenn das Wasser nämlich genügend lange eingewirkt hat, beobachtet man in den Zellen osmiumgeschwärzte Ringe von zuweilen feinerem, zuweilen gröberem Kaliber (Fig. 10). Dass diese Ringe nicht analog mit den oft ringförmigen Schlingen sind, welche nicht selten von Teilen der osmiumgeschwärzten Netze gebildet werden, ist augenfällig; solche Schlingen sind nämlich oft eckig und nicht immer geschlossen, während die fraglichen Ringe, die nun nach langwieriger Wassereinwirkung entstehen, ohne Ecken, stets geschlossen und niemals zu Netzen vereinigt sind. Dagegen zeigen sie, sowohl hinsichtlich Grösse wie Lage, eine unverkennbare Ähnlichkeit mit den durch und durch schwarzgefärbten Körnern, die bei einer kürzeren Wasserbehandlung zu Tage treten, und sie können wohl schwerlich anders als eine fortschreitende Veränderung derselben gedeutet werden, eine Veränderung, die zum Resultate hat, dass die zentralen Teile der Tropfen nicht mehr die Fähigkeit besitzen, die Osmiumsäure zu reduzieren. Dass es sich hier nicht nur um eine unvollständige Färbung handelt, wird ganz einfach, z. B. dadurch bewiesen, dass in der oben berichteten Versuchsserie die Osmiumsäure eine ebenso lange Zeit auf die Ganglien einwirkte, welche einer eintägigen Behandlung mit Wasser ausgesetzt waren, wie auf die, welche 4 Stunden im Wasser blieben, ohne dass es doch in der ersteren zu der totalen Färbung der Körner gekommen war, wie in der letzteren.

Wenn wir also schliessen müssen, dass die Ringkörner ein Ausdruck der fortschreitenden Veränderung der osmiumsäurereduzierenden Substanz in den Zellen sind, so wird es dadurch auch klar, dass die ungefärbten Zellen nach 4 resp.

8 tägiger Wasserbehandlung das Schlussstadium der Veränderung bezeichnen. Die fragliche Substanz ist hier offenbar ganz und gar ausgelöst und gleichzeitig mit dieser Auslösung haben die Zellen kollabiert. Beim Anblick dieser verschiedenen Bilder, die bei fortschreitender Wassereinwirkung auftreten, denkt man unbedingt an Pertiks Analyse der Wassereinwirkung auf »myelinogene Substanzen«, an die »Myelinformationen«, die er das Wasser bewirken sah, sowie an die schliessliche, vollständige Verflüssigung derselben, die er beobachtete.

Dieselbe Illustration zu den Pertikschen Lehren erbietet auch die fortschreitende Veränderung, welcher die Markscheiden bei der Wasserbehandlung unterzogen werden. Wir sehen nämlich, wie die zuerst auftretende Kornaufteilung derselben von einer mehr oder weniger weitmaschigen Netzanordnung (Fig. 10) gefolgt wird, in welcher die Netzfäden osmiumgeschwärzt sind, und wie bei weiter fortgesetzter Wassereinwirkung die mit Osmiumsäure schwärzbare Substanz allmählich ausgelöst wird, so dass schliesslich auch in den Markscheiden kein Osmiumsäure reduzierender Stoff mehr zu finden ist. Was nun das osmiumgeschwärzte Netz angeht, so dürfte dieses unzweifelhaft dasselbe sein, wie das Lantermannsche »Marknetz«. Wir sehen sonach, wie auch dieses einer Wassereinwirkung sein Entstehen zu danken hat, ein Verhältnis, welches übrigens in besonders gutem Einklange mit der Tatsache steht, dass dieses Netz, wie bekannt, mit äusserst verdünnten Osmiumsäurelösungen (0,02—0,05 % : Chiò; 0,008 % (!) : Lantermann) konstatiert worden ist. Die näheren Details bei der Umgestaltung des Nervenmarkes zu diesem Netze sind vielleicht nicht so leicht mit vollständiger Gewissheit festzustellen. Es ist nämlich wohl nicht ganz ausgeschlossen, dass das Nervenmark auf diese Weise direkt »lamellaufgeteilt« werden könne, obgleich ich mich vielmehr der Annahme zuneige, eine Bildungsweise anzunehmen, die eine grössere Ähnlichkeit mit den Verhältnissen

in den Zellen hat. Derart sollten die kornaufgeteilten Markscheiden ein Zwischenstadium bilden, die fortgesetzte Wassereinwirkung sollte diese Körnchen zu Ringkörnchen ebenso wie in den Zellen verwandeln, und es sollten sonach die schwarzgefärbten peripherischen Teile von Körnchen sein, welche — vielleicht unter gleichzeitiger Schwellung der Körnchen — optisch zusammenfliessen und Netzfäden bilden, während sonach die ungefärbten zentralen Teile der Körnchen die Maschen des Netzes bilden.

Wir haben somit nachweisen können, dass eine Primärbehandlung mit Wasser grossen Einfluss auf das Aussehen der Ganglienzellen und Markscheiden auszuüben vermag und wir stellen uns nun die Frage: Wie soll man angesichts dieses Resultates sich denken können, dass auch in einer Wasserlösung von Osmiumsäure das Wasser einen ähnlichen Einfluss ausüben kann? — Den natürlichen Ausgangspunkt für die theoretische Diskussion dieser Frage bildet ohne Zweifel die Beobachtung, dass, je schwächer die Osmiumsäurekonzentration ist, desto besser vermag das Wasser seine konkurrierende Einwirkung auszuüben, und wir können uns dann zwei Möglichkeiten denken. Die eine derselben ist, dass, wenn die Osmiumsäure schon von Anfang an von schwacher Konzentration ist, oder wenn eine stärkere Lösung durch Diffusionsverhältnisse genügend geschwächt ist, dieselbe nicht länger vermag den Zelleninhalt so exakt zu konservieren, dass nicht auch das gleichzeitig oder später in die Zelle eindringende Wasser einigen Einfluss auszuüben vermag. Die zweite Möglichkeit wäre die, dass wir in Wirklichkeit auch hier mit einer Primäreinwirkung des Wassers zu tun hätten und dies auf Grund von Diffusionsverhältnissen; dass es sich also um einen Wettlauf nach dem Zentrum des Ganglions handle, bei welchem das Wasser auf Grund seiner grösseren Diffusionsfähigkeit einen immer grösseren Vorsprung gewinnt und sonach, je mehr man sich dem Zentrum des Ganglions nähert, eine um

so grössere Zeit zu einer Alleineinwirkung erhält, ehe die langsamer diffundierende Osmiumsäure ankommt und dieselbe unterbricht.

Wir müssen uns nun schon im voraus sagen, dass es merkwürdig wäre, wenn die letztere, auf tatsächliche Verhältnisse aufgebaute Möglichkeit nicht wirklich vorliegen solle, und wir können sonach schon jetzt aus guten Gründen die Frage folgendermaſsen formulieren: Ist die letztere Möglichkeit die einzige wirklich vorliegende oder spielt auch die andere Möglichkeit ein? Die experimentelle Anordnung zur Beantwortung dieser Frage ergiebt sich von selbst. Eine Primäreinwirkung des Wassers muss nämlich während einer gewissen, sicherlich nicht gar zu kurzen Zeit verhindert werden, wenn man, anstatt Wasser als Lösungsmittel anzuwenden, die Osmiumsäure in einer mit der Gewebsflüssigkeit isotonen Flüssigkeit löst. Zu diesem Zwecke habe ich eine physiologische (0,9 %-ige) Kochsalzlösung verwendet, und ich gehe nun zu dem Berichte über eine Versuchsserie über, wo ich Osmiumsäure, in dieser Flüssigkeit zu verschiedener Konzentration gelöst, auf Spinalganglien einwirken liess. Parallelversuche mit Osmiumsäure, in Wasser gelöst, ergaben, wie wir sehen werden, die oben beschriebenen, für verschiedene Osmiumsäurekonzentrationen charakteristischen Resultate. Die Versuche wurden bei 23° C. vorgenommen und die Ganglien nach 8- bezw. 14tägiger Einwirkung von Osmiumsäure untersucht. Die beiden schwächeren Osmiumsäurekonzentrationen (sowohl die Wasserlösung wie die Lösung in physiologischem Kochsalz) wurden während der Behandlung ein paarmal erneuert.

2% OsO_4 (in physiol. NaCl): Die Zellen beinahe stets ihrem Volumen nach so wohl beibehalten, dass die Kapsel sich ohne Zwischenraum dicht an dieselben schmiegt; einige Zellen jedoch mit mässigem peri-

2% OsO_4 (H_2O-Lösung): Zellen zeigen einen oft recht ausgesprochenen pericellulären Schrumpfraum. Peripherisch im Ganglion liegen 3—4 Zellenreihen ohne Spur von Färbung; zentral von diesen sind die meisten

cellulärem Spaltraum. Das am meisten peripherisch gelegene Zellenlager ungefärbt, aber unmittelbar nach innen davon fängt eine Färbung an, die nur in einer geringen Anzahl Zellen vermisst wird. Diese Färbung erscheint meistens als schöne, recht vollständige Netze; hier und da unvollständigere solche und feine Körnchenreihen. Nirgends Tropfenverdichtungen in den Maschen der Netze. Die Markscheiden: Nur einzelne weisen eine Körnigkeit auf; die überwiegende Anzahl sowohl peripherisch wie zentral gleichmäfsig konturiert, homogen gefärbt. Die Achsenzylinder meistenteils ohne Schrumpfung, oft mit gut bemerkbaren Fibrillen.

Zellen gefärbt mit oft gleichförmigen mehr oder weniger vollständigen Netzen. Gegen das Zentrum zu liegen doch einige Zellen mit Tropfenverdichtungen im Netze. — Markscheiden sind peripherisch gleichförmig konturiert, homogen gefärbt. Gleichzeitig mit der Zellenfärbung tritt eine sehr deutliche Körnchenaufteilung zu Tage. — Achsenzylinder nicht nur zentral, sondern auch peripherisch deutlich geschrumpft, homogen gelb gefärbt.

$^1/_2$% OsO_4 (in physiol. NaCl): Ein Teil der Zellen dem Volumen nach wohl beibehalten, die Mehrzahl jedoch mit mäfsigem pericellulärem Schrumpfraum. In den peripherischen Zellenreihen sind ein Teil der Zellen ungefärbt, ein Teil jedoch weist schwarze Netze oder Körnchenreihen auf; in den zentralen Zellenschichten nur sehr vereinzelte Zellen vollständig ungefärbt, die meisten zeigen gut ausgebildete Netze, die nirgends Tropfenverdichtungen aufweisen. Markscheiden meistens homogen gefärbt, zeigen aber hier und da tropfenförmige Zusammenklumpungen. Achsenzylinder peripherisch oft schön beibehalten; zentral dagegen geschrumpft, diffus gelb gefärbt.

$^1/_2$% OsO_4 (H_2O-Lösung): Eine geringere Anzahl Zellen dem Volumen nach einigermafsen beibehalten; eine grosse Anzahl meistens zentral gelegener mit oft ziemlich starkem, pericellulärem Spaltraum. Die peripherische Zellenreihe zeigt nur vereinzelte Färbungen, aber unmittelbar zentral davon sieht man eine Färbung, die erst als feine Körnchenreihen und gleichförmige Netze auftritt und dann näher dem Zentrum immer stärkere Tropfenverdichtungen in den Netzen zeigt; zentral gibt es sogar einige Zellen mit diffus gelagerten, plumpen Tropfen. (Man kann sonach hier, wie öfters bei dieser Osmiumsäurekonzentration, besonders gut alle die verschiedenen Zellenbilder und ihre Beziehungen zur Topographie verspüren.) Markscheiden: Einzelne peripherische homogen gefärbt; sonst kornverwandeltes Mark. — Achsenzylinder geschrumpft, homogen gelb gefärbt.

0,1 % OsO_4 (in physiol NaCl): Zellen mit meistens mässigem, pericellulärem Spaltraum. In der peripherischen Zellenschicht sind ebenso wie in der zentralen zahlreiche Zellen gefärbt. Färbung in den meisten Zellen in Form feiner Netze oder feiner Körnchenreihen; in einigen Zellen jedoch Tropfen oder sogar Ringkörnchen, die mit den vorhandenen Fäden eine noch deutlich wahrnehmbare Netzanordnung bilden. Markscheiden nur sparsam mit deutlicher Körnchenaufteilung, weisen aber dagegen zahlreiche, tropfenförmige Anschwellungen auf, sodass deren Konturen ungleichförmig sind. Ziemlich zahlreich kommen Lamellaufteilungen vor. Achsenzylinder peripherisch nicht selten noch wohl beibehalten; zentral dagegen geschrumpft, homogen gelb gefärbt.

0,1 % OsO_4 (H_2O-Lösung): Starke pericelluläre Schrumpfräume. Zellen sowohl peripherisch wie zentral in grosser Zahl gefärbt; Färbung in vereinzelten Fällen (in peripherischen Zellen) als Netze, in der überwiegenden Anzahl Zellen als grobe Tropfenverdichtungen mit geringem oder oft überhaupt keinem Überbleibsel von Netzanordnung. — Markscheiden nirgends homogen gefärbt, sondern entweder Körnchen- oder Lamell-(Netz) aufgeteilt. — Achsenzylinder stark geschrumpft.

Aus diesen Parallelserien dürfte hervorgehen, dass, wie wir es uns theoretisch gedacht haben, die letztere der beiden Möglichkeiten, die wir aufstellten, um die Fähigkeit des Wassers zu erklären, auch in der Osmiumsäurelösung Einwirkung auszuüben, in Wirklichkeit auch eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Wir sehen nämlich einen augenfälligen Unterschied von dem Resultate, welches wir vorher als auszeichnend für die verschiedenen Osmiumsäurekonzentrationen bezeichneten, wenn wir nun, indem wir ein Eindringen des Wassers in die Zellen auf osmotischem Wege unmöglich machen, die Möglichkeit der Einwirkung eliminieren, die dem Wasser auf Grund seiner grösseren Diffusionsfähigkeit zukommt. Wir sehen, wie die Zellen dabei ihr Volumen besser beibehalten und wie die feine und gleichförmige Netzanordnung der osmiumgeschwärzten Bildung bedeutend langsamer zerstört wird. Wir sehen ferner, wie das Nervenmark augenfällig — im Gegenteil zu dem was Chiò (18) urgieren wollte — ihr gleichmäfsig konturiertes homogen gefärbtes Aussehen bedeutend länger beibehält, wenn es auf diese Weise die

ganze Zeit in einer Flüssigkeit mit konstantem osmotischen Druck verbleibt, und wir sehen schliesslich — vielleicht als den am deutlichsten sprechenden Beweis —, wie die sonst so leicht eintretende Schrumpfung der emfindlichen Achsenzylinder auf diese Weise offenbar besser verhindert wird. Wir haben sonach hier einen Beweis für die Ansicht, die z. B. Spalteholz (75) jüngst verfochten hat, dass die Frage von dem osmotischen Drucke in der Fixierungstechnik wirklich einspielen kann, — auch wenn wir unmittelbar hinzufügen müssen, dass es im ganzen genommen in der Fixierungstechnik nur recht wenige Gelegenheiten gibt, wo der osmotische Druck einwirken kann.

Wenn wir also auf diese Weise die Differenz zwischen den Resultaten mit einer Lösung von Osmiumsäure in Wasser und einer solchen in physiologischem Kochsalz erklären wollen, so dürften wir eine weitere Stütze hierfür finden können, indem wir eine Versuchsserie anstellen, in welcher wir Ganglien einer Primärbehandlung von verschieden langer Zeit, einerseits mit Wasser, anderseits mit physiologischer Kochsalzlösung aussetzen und darauf mit einer starken Osmiumsäurelösung nachbehandeln. Folgende Beschreibung schildert gerade eine solche Serie. Die Behandlung mit Wasser resp. physiologischer Kochsalzlösung geschah bei einer Temperatur von 35° C., die nachfolgende Osmierung geschah bei Zimmertemperatur und wurde mit einer 2%-igen Lösung von Osmiumsäure in physiologischem Kochsalz vorgenommen.

Physiol. Na Cl 1/2 St. — OsO_4 16 Tage:	H_2O 1/2 St. — OsO_4 16 Tage:
Zellen dem Volumen nach wohl beibehalten; in den peripherischen Schichten sind sie ungefärbt; in den zentraleren sieht man neben ungefärbte auch solche mit Färbung in Form von Körnchenreihen und feinen Netzen. — Markscheiden sowohl in den peripherischen wie in den zentralen Zellenschichten sind homogen gefärbt.	Zellen mäfsig geschrumpft. Mit vereinzelten Ausnahmen zeigen sämtliche Zellen in den 2—3 meist peripherischen Schichten Färbung in Form von Körnchenreihen, Fäden und mehr vollständigen Netzen. — Markscheiden zeigen sowohl zentral wie peripherisch oft deutliche Körnigkeit.

Physiol. Na Cl 3 St. — OsO_4 16 Tage: Zellen mit teils wohl beibehaltenem Volumen, teils mäfsig geschrumpft. Zahlreiche Zellen ungefärbt: die meisten zeigen jedoch Färbung, meist in Form feiner, zahlreicher, schwarzer Körnchen, aber auch nicht selten in Form von mäfsig grossen Ringkörnern; in einigen Zellen kommen feine Körnchenreihen, gleichförmige Netze und Netze in Zerfall vor. Die gefärbten Zellen liegen ebenso wie die ungefärbten sowohl peripherisch wie zentral. — Die Markscheiden sind teils gleichförmig, homogen gefärbt, teils körnig, teils auch — obgleich nicht gerade zahlreich — zu Netzen verwandelt.

H_2O 3 St. — OsO_4 16 Tage: Zellen stark geschrumpft, sämtliche mit teils durch und durch ganz schwarz gefärbten, diffus gelagerten Körnern von zuweilen sehr voluminösen Dimensionen, teils mit Ringkörnern von wechselnder Grösse gefärbt. — Markscheiden hier und da ziemlich homogen gefärbt, meistens lamellär oder netzförmig verwandelt, an vereinzelten Stellen körnig.

Das Resultat dieser Versuche zeigt ja unzweifelhaft in der Richtung, die wir voraussehen konnten. Zellenvolumen und Markscheiden werden von der physiologischen Kochsalzlösung besser konserviert und sowohl das Auftreten von Färbungen in den peripherischen Zellenschichten wie das Zerfallen der Netzanordnung der mit Osmiumsäure schwärzbaren Substanz wird verzögert. Dass schliesslich doch Färbung und Auslösung der fraglichen Substanz eintreten, dürfte kaum Erstaunen erregen, denn wir müssen wohl annehmen, dass die physikalisch-chemische Organisation (Plasmahaut) der Zellen sich nicht unbegrenzt beibehält, und wenn diese zerstört ist, kann die Isotonie der Lösung die Wassereinwirkung natürlich nicht länger verhindern.

Nun kommt jedoch die Kardinalfrage selbst: von welcher Natur ist die Wassereinwirkung, deren Vorkommen in den Ganglienzellen wir jetzt gefunden haben; ist sie ein physikalischer Prozess, eine Schwellung, oder ist sie ein chemischer, eine Destruktion? Ich gestehe, dass ich mich erst der letzteren Alternative zuneigte, und ich wurde dazu veranlasst teils durch Gads und Heymanns (26) Auffassung, dass Lecithin — der Stoff, der laut ihrer Ansicht, mit Osmiumsäure in den Mark-

scheiden geschwärzt wird — zwar in grosser Menge auch in den Ganglienzellen zu finden ist, dort aber doch nicht in dem freien oder locker gebundenen Zustand wie in den Markscheiden, sondern in einer anderen Form, vielleicht in einer festeren chemischen Bindung, welche nicht länger die Fähigkeit besitzt mit Osmiumsäure geschwärzt zu werden.

Was mich jedoch besonders geneigt machte, eine chemische Einwirkung des Wassers anzunehmen, waren die Schlüsse, welche Albrecht (1, 2) glaubte, über »die tropfige Entmischung des Cytoplasma« ziehen zu können. Den Ausgangspunkt seiner Untersuchungen bildete die Beobachtung, dass bei steriler Verwahrung verschiedener Organe bei Körpertemperatur mit oder ohne Zusatz indifferenter Flüssigkeiten, spätestens nach 24 Stunden Myelin auftritt und zwar ziemlich gleichförmig über die Zellen verteilt, in Form teils ganz feiner, teils ziemlich grober Myelinformationen. »Hiermit,« sagt der Verfasser, »war der Nachweis erbracht, dass im Protoplasma in der Tat eine leicht abtrennbare und entweder während des Lebens in Lösung oder in lockerer Verbindung mit Eiweisskörpern etc. befindliche Substanz vorhanden sei (Lecithin? Lecithalbumin? in Verbindung mit Proteiden?)« Und da es sich nicht um einen Fett-Transport handeln kann, »so ist durch diese Beobachtung der Nachweis erbracht, dass eine mit Fett verwechselbare Substanz aus den Proteiden postmortal abgespalten werden kann (»postmortale Fettbildung« aus »Eiweiss«)«. Diese »tropfige Entmischung« wird sehr leicht hervorgerufen; »schon durch einfache Salzlösungen, ja auch durch Wasser« kommt sie zustande.

Gleichwohl scheint Albrecht (3) seine so kategorischen Behauptungen später etwas modifizieren zu wollen und findet es nun nicht unmöglich, dass »bereits physiologisch das »Myelinogen« in irgendwelchen sichtbaren Bildungen präformiert ist« (S. 130); — und auf gleiche Weise musste ich im Laufe der Untersuchung meine Ansicht ändern, indem Experi-

mente besser als theoretische Begründungen mir lehrten, dass die Einwirkung, die wir das Wasser hier auf die Ganglienzellen ausüben sehen, ganz einfach ein Schwellungsprozess ist. Die Experimente, welche dies, meiner Ansicht nach, beweisen, haben die Auffassung zum Ausgangspunkt, dass ein chemischer Prozess bedeutend durch Temperaturdifferenzen beeinflusst wird, während ein physikalischer dagegen wohl einigermafsen, aber doch nicht in so hohem Grade dieser Beeinflussung unterworfen ist. Mit diesem Ausgangspunkte habe ich zahlreiche Parallelversuche mit primärer Wassereinwirkung auf Ganglien bei 35° C. (Termostat) und 5—7° C. (Eisschrank) angestellt und das Resultat wurde dss angedeutete. Allerdings geht die Wassereinwirkung schneller bei 35° C. vor sich, aber dieser Unterschied in Einwirkungshastigkeit bewegt sich doch innerhalb sehr mäfsiger Grenzen. Besonders ist dies der Fall hinsichtlich des Zeitpunktes für das Auftreten der ersten Osmiumschwärzung in den Zellen der peripherischen Schicht. Nach $^1/_2$ stündiger Wassereinwirkung bei 35° C. sind (so in der oben berichteten Untersuchungsserie) meistens zahlreiche derartige Zellen gefärbt und auch bei Wassereinwirkung von 5—7° C. beobachtet man nach dieser Zeit zuweilen sparsamere, zuweilen zahlreichere, aber doch stets eine Zahl Färbungen in diesen peripherischen Zellen.

Eine derartige physikalische Erklärungsweise, dass sich in den Zellen sonach vital eine Substanz — sicherlich von Lipoidnatur — befinden solle, die die Fähigkeit besitzt im Wasser zu schwellen und dadurch befähigt wird mit Osmiumsäure geschwärzt zu werden, erleichtert es uns auch bedeutend eine Erklärung der Tatsache zu erhalten, dass bei direkter Behandlung der Ganglien mit in physiologischer Kochsalzlösung gelöster Osmiumsäure, trotz der Isotonie doch Schwarzfärbung in den Zellen eintritt. Wir müssen, wie vorher erwähnt, hier eine Primäreinwirkung des Wassers ausschliessen. Soll das Wasser einwirken, so muss es gleichzeitig mit der Osmiumsäure oder nach derselben geschehen.

Und wollen wir uns nun theoretisch etwas hinsichtlich der Art einer derartigen Einwirkung denken, so müssen wir — nach Allem, was wir angehend die Fähigkeit der Osmiumsäure Zellen und Gewebe naturgetreu zu konservieren gelernt haben — jedenfalls zugeben, dass ebensoviel gegen die Annahme einer chemischen Destruktion eines schon von Osmiumsäure beeinflussten Zellenplasmas spricht, wie für die Möglichkeit, dass der Zelleninhalt noch nicht so unveränderlich fixiert ist, dass nicht eine durch Wasser schwellbare Substanz imstande wäre, das übrige Plasma etwas zur Seite zu drücken, wenn es bei Wasserzufuhr gezwungen wird zu versuchen dasselbe aufzunehmen und anzuschwellen.

Aus obigem ist ersichtlich, wie ungezwungen man auf diese Weise eine Antwort auf die ursprünglich aufgestellte Frage erhält: Ist es die bei Einwirkung von starker Osmiumsäure auftretende peripherische Zone ungefärbter Zellen, die am besten konserviert ist, oder ist dies statt dessen der Fall mit den zentraler gelegenen Zellen, die osmiumgeschwärzte Netze enthalten. Wir sehen, wie, wenn eine starke Osmiumsäurelösung ihre Einwirkung direkt ausübt, dieselbe den Zelleninhalt so unveränderlich zu fixieren vermag, dass keine Anschwellung und sonach auch keine Osmiumschwärzung zustande kommen kann; wir sehen, wie, wenn die Osmiumsäure bei der Diffusion geschwächt worden ist, oder dieselbe von Anfang an schwächer war, sie allerdings noch die Zellen gut konserviert, dies aber jedoch nicht mehr so unveränderlich, dass das Plasma einer Anschwellung ganz zu widerstehen vermag; eine Anschwellung, die (in den Präparaten durch die Osmiumreduktion markiert, welche in den angeschwollenen Partien vor sich geht), je nachdem sie vollständiger wird, feine diffuse Körnchen, Körnchenreihen und schliesslich, wenn die ganze Substanz angeschwollen ist, mehr oder weniger vollständige Netze hervortreten lässt. Wir sehen darin eine glänzende Bestätigung von sowohl Boveris wie Pertiks und

Gad-Heymanns Aussprüchen, wir sehen wie gut Boveris Auffassung zutrifft, dass es nur die starke, direkt einwirkende Osmiumsäurelösung ist, die so exakt konserviert, dass wir daraus einige Schlussfolgerungen hinsichtlich der vitalen Formen ziehen können, aber wir sehen gleichzeitig, dass die anderen Autoren Recht hatten, als sie erklärten, dass eine »myelinogene Substanz« erst zu Myelin überführt werden, d. h. mit Wasser schwellen müsse, um mit Osmiumsäure gefärbt werden zu können. Wir erhalten dadurch auch den Schlüssel zur Erklärung des Umstandes, dass in der gewöhnlichen Wasserlösung der Osmiumsäure die peripherische Schicht ungefärbter Zellen topographisch mit der Schicht gleichkonturierter, homogengefärbter Markscheiden zusammenfällt. Beide dieser Schichten müssen wir als diejenige erklären, welche die vitalen Verhältnisse am exaktesten wiedergeben; bei beiden müssen wir annehmen, dass kein Wasser von der Fixierungsflüssigkeit irgendwie eingewirkt hat; warum sind dann hier die Markscheiden gefärbt und die Zellen ungefärbt? — Die Antwort lautet: Ganz einfach aus dem Grunde, dass sich in den Markscheiden die fragliche Substanz schon vital in einem solchen Quellungszustande befindet, dass sie trotz tadelloser Fixierung doch Osmiumsäure aufnehmen und reduzieren kann, während in den Zellen diese Substanz artifiziell schwellen muss, um osmiumgeschwärzt werden zu können.

Meine Auffassung ist sonach die, dass die »peripherische Schicht«, weit davon entfernt irgend welche mehr oder weniger mystische »Überfixierung« zu bezeichnen, im Gegenteil die am exaktesten konservierte ist, und ich glaube mit einer weiteren Beobachtung diese Ansicht noch ferner stützen zu können. Ich erinnere daran, dass ich bei dem mehr theoretischen Debattieren über die Wirkungen der Osmiumsäure folgende von Kaiserling-Germer und Tellyesniczky geliehene aber modifizierte These als Leitfaden zur Lösung der Frage, wann die Osmiumsäure am besten einwirke, aufstellte: Wenn ein und dasselbe

Fixierungsmittel unter verschiedenen Bedingungen verschiedene Wirkungen hat, so ist, vom theoretischen Standpunkt aus betrachtet, dasjenige Bild das am meisten vertrauenerweckende, bei welchem Zellenmasse und Zellenvolumen am exaktesten konserviert werden. Wir haben nun in dem Vorstehenden gesehen, wie bei Einwirkung der Osmiumsäure die osmotischen Verhältnisse eine Rolle spielen, und wir können nun auch, indem wir Osmiumsäure zu verschiedener Konzentration in einer hypertonischen Lösung lösen (5 % NaCl-Lösung), einen noch unzweideutigeren Beweis dafür erhalten, wo in den Ganglien und bei welcher Konzentration die Osmiumsäure die natürlichen Verhältnisse am sichersten konserviert, d. h. am besten vermag die Einwirkung osmotischer Verhältnisse zu verhindern. Ich referiere hier eine derartige Untersuchungsserie. Die Einwirkung geschah bei 23° C. und dauerte 8 Tage.

2% OsO_4 (gelöst in 5% NaCl-Lösung): Zellen hinsichtlich Volumen und Färbung deutlich in drei recht wohl abgegrenzten Schichten geordnet. Peripherisch liegen nämlich ungefähr zwei Zellenreihen, welche dem Volumen nach augenfällig wohl beibehalten, ihrer Farbe nach hellgrau sind und keine gefärbten Elemente enthalten. Innerhalb dieser beiden Reihen kommt eine intermediäre Zellenschicht, deren Zellen wenig oder auf alle Fälle nur mäfsig geschrumpft sind; die Schrumpfung ist nun auf die Weise geschehen, dass auch die Zellenkapsel an der Schrumpfung teilgenommen hat. Diese Zellen haben einen etwas dunkleren Farbenton und enthalten meistens feine, regelmäfsige, ziemlich vollständige schwarzgefärbte Netze; in vereinzelten Fällen enthalten sie isolierte Fäden oder Körnchenreihen. Am zentralsten liegt die dritte Zellenschicht, deren Zellen auf dieselbe Weise wie die zunächst ausserhalb liegenden geschrumpft sind, aber die Schrumpfung ist nun sehr hochgradig. Der Farbenton dieser Zellen ist noch dunkler als in der vornerwähnten Zellenschicht; nur ein Teil der Zellen zeigen osmiumgeschwärzte Elemente und zwar in Form von meistens isolierten Stäbchen, zuweilen jedoch mit dem Totalbild einer Netzanordnung. — Markscheiden in der peripherischen Schicht gleichförmig und homogen gefärbt. In der intermediären Zellenschicht tritt eine etwas ungleichmäfsige Färbung auf, sodass hier und da gewisse Teile des Nervenmarkes stärker als andere hervortreten, und diese Ungleichheit wird in der dritten (zentralen) Schicht sehr hochgradig; doch

bekommt man jedenfalls den Eindruck, dass die Kontinuität des Nervenmarkes nicht aufgehoben ist.

$^1/_2$% OsO_4 (gelöst in 5 Na Cl-Lösung): Zellenbilder hinsichtlich Volumen und Farbenton recht übereinstimmend mit den Funden nach Behandlung mit der 2%-igen Lösung, jedoch mit folgenden Unterschieden: 1. die peripherische, nicht geschrumpfte Zone ist in gewissen Teilen des Ganglions so gut wie vollständig verschwunden, an anderen kommt sie jedoch vor, aber umfasst nur ein einziges Zellenlager und dieses kaum ganz und gar; 2. dementsprechend sind die inneren Zellenschichten breiter geworden, besonders die zentrale Schicht der am meisten geschrumpften Zellen, welche nun eine bedeutende Umfassung hat. Hinsichtlich der Osmiumschwärzung sind die Zellen der peripherischen ungeschrumpften Schicht auch hier ungefärbt, die ebenfalls in geringer Zahl sich findenden intermediären Zellen zeigen oft deutliche feine Netzanordnungen, währenddem die zentrale Schicht den grösseren Teil ihrer Zellen ungefärbt hat; ein Teil hat jedoch einige stäbchenförmige Elemente gefärbt, worunter einzelne, die den Eindruck machen, dass sie der Schrumpfung besser widerstanden, ein ausgeprägteres, zusammenhängendes, osmiumgeschwärztes Netz haben. Die Schrumpfung geht stets Hand in Hand mit einer Schrumpfung der Kapsel, welche sonach überall in unmittelbarer Berührung mit den Zellen bleibt. — Entsprechend der Verschiebung der verschiedenen Zellenschichten sind auch die Markscheidenbilder verändert, sodass die peripherische, gut beibehaltene, homogen gefärbte Schicht vermindert und von den ungleichmäfsiger gefärbten ersetzt ist. Zentral ist diese Ungleichheit in der Färbung immer mehr gesteigert und hier werden nun auch netz- oder lamellförmige Aufteilungen der Markscheiden zahlreich beobachtet.

0,1% OsO_4 (gelöst in 5% Na Cl-Lösung): Die Veränderung in den Zellenbildern weiter fortgeschritten, sodass man nun kaum von den zwei peripherischen Schichten sprechen kann, sondern sämtliche Zellen sind stark geschrumpft. Nur einzelne Zellen weisen Färbung auf, meistens als isolierte stäbchenförmige Elemente. Markscheiden oft netz- oder lamellförmig aufgeteilt.

Betreffend die Hauptfrage, welche diese Versuche beleuchten sollten, dürften weitere Kommentare kaum von nöten sein, aber die erhaltenen Resultate lehren uns eine andere Sache, die von Interesse ist, und der ich mit einigen Worten Erwähnung tun will. Wir sehen nämlich, wie trotz der Wasserentziehung mittelst

der hypertonischen Lösung eine, wenn auch offenbar erschwerte Osmiumschwärzung in auch zentraler gelegenen Zellen vorkommt. Steht dies nun nicht im Widerspruch zu dem was vorher hervorgehoben wurde, nämlich, dass eine artefizielle Wassereinwirkung eine notwendige Voraussetzung für Osmiumschwärzung wäre; ist hier nicht im Gegenteil eine Wasserentziehung vor sich gegangen und doch erhalten wir Färbungen? Die Sache ist — trotzdem sie anfänglich verwickelt aussieht — sehr einfach zu erklären: nur die primäre Wassereinwirkung wird aufgehoben und die sekundäre, die nach Einwirkung der Osmiumsäure nach anderen Gesetzen als den osmotischen zustande kommt, kann unbehindert vor sich gehen, auch wenn sie, wie wir sehen, offenbar dadurch erschwert wird, dass der Zelleninhalt durch die Schrumpfung bei der Einwirkung der hypertonischen Lösung allzu kompakt geworden ist.

Als Abschluss dieses Teiles der Untersuchung füge ich eine kurze Zusammenfassung der Hauptresultate hinzu, und ich beziehe mich dabei auf die Osmiumsäurelösung (2 %-ige Lösung in Wasser die den Ausgangspunkt für unsere Diskussion bildete:

1. Bei Behandlung mit dieser 2 %-igen Osmiumsäurelösung ist es die peripherische Schicht ungefärbter Ganglienzellen und gleichförmig konturierter, homogen gefärbter Markscheiden (Fig. 7), die ihr vitales Aussehen am besten konserviert erhalten hat, und zwar deswegen, weil die Osmiumsäure hier eine so kräftige Wirkung zu erzeugen vermocht hat, dass das Wasser — das Lösungsmittel der Osmiumsäure —, welches darnach strebt, einen mit der Osmiumsäure konkurrierenden Einfluss auszuüben, einen solchen nicht geltend machen konnte.

2. Das Auftreten von osmiumgeschwärzten Netzen in den Ganglienzellen — wie auch die Kornaufteilung des Nervenmarks — zentraler in den Ganglien (Fig. 8) ist

dagegen gerade Ausdruck einer derartigen Wasserbeeinflussung. Diese Beeinflussung kommt auf zwei verschiedenen Wege zu Stande, welche beide im Zusammenhang mit dem schlechten Diffusionsvermögen der Osmiumsäure stehen. Teils nämlich gelingt es der Osmiumsäure nicht so schnell wie dem Wasser in die zentralen Teile des Ganglions vorzudringen, und das Wasser erhält sonach dadurch eine gewisse Zeit primär einzuwirken, ehe die Osmiumsäure anlangt, teils ist die Osmiumsäure, wenn sie durch die Diffusion geschwächt ist, nicht länger wie vorher (= peripherisch in den Ganglien) im Stande den Einfluss zu verhindern, den das Wasser auch in den schon von Osmiumsäure beeinflussten Zellen stets bestrebt ist, auszuüben.

3. Dieser Einfluss des Wassers hat eine Anschwellung zum Resultate. Wir sind sonach berechtigt, anzunehmen, dass sich schon vital ein »Binnennetz« in den Zellen befindet, und unsere Analyse lehrt uns, dass dieses Netz die Charaktere einer »myelinogenen Substanz« besitzt; es besitzt deren Fähigkeit, durch Aufnahme von Wasser zu quellen, und es erhält, ebenso wie eine solche, erst durch diese Wasseraufnahme die Fähigkeit, ebenfalls Osmiumsäure aufzunehmen und zu reduzieren. Der Unterschied zwischen der fehlenden Färbung des Netzes in den peripherischen Zellen und der Osmiumschwärzung desselben in den zentraleren zeigt uns sonach, dass das Netz sich vital in einem so ungequollenem Zustande befindet, dass eine artefizielle Wassereinwirkung nötig ist, damit man dasselbe durch Osmiumsäure-Reduktion mikroskopisch demonstrieren könne.

IV.

Wir müssen uns nun fragen: Können wir die Kenntnis, die wir über die Voraussetzungen für Osmiumschwärzung erworben haben, nicht auch in der Praxis ausnützen? Wir müssen, mit anderen Worten, die Frage aufstellen: Gibt es ein Fixierungsmittel, dass, indem es gleichzeitig die morphologischen Charaktere des Zellenplasmas gut konserviert, doch die Anschwellung des »Binnennetzes« mit Wasser nicht unmöglich macht, die die notwendige Bedingung dafür ist, dass dieses Netz sich mit Osmiumsäure imprägnieren und dieselbe reduzieren kann. Anderseits müssen wir auch, wenn wir ein derartiges Fixierungsmittel wirklich praktisch und zweckmäfsig nennen wollen, die Forderung an dasselbe stellen, dass es mehr unabhängig von den Diffusionsverhältnissen sei als die Osmiumsäure, so dass wir sonach auf eine gleichmäfsige Fixierung durch das ganze Ganglion rechnen können. Nach einer Vorbehandlung der Ganglien mit einem solchen Fixierungsmittel müssen wir darauf rechnen können, bei Nachbehandlung mit Osmiumsäure schöne, schwarzgefärbte Netze in sämtlichen Zellen zu erhalten und dadurch teils eine vollständigere Färbung als bei Behandlung mit Osmiumsäure allein zu bekommen und teils auch eine weitere Bestätigung der Richtigkeit vorerwähnter Analyse zu gewinnen. Wenn es nämlich in Vorstehendem nicht in so direkten Worten formuliert wurde, so ist es doch offenbar, dass die mangelhafte Färbung mit Osmiumsäure allein nicht nur in der peripherischen Zellenschicht, sondern auch in zahlreicheren oder sparsameren, zentraler gelegenen Zellen als Ausdruck einer so kräftigen Fixierung des Zelleninhaltes von mir aufgefasst worden ist, dass eine Wassereinwirkung nicht zustande kommen konnte. Ist nun diese Auffassung richtig, so müssen, wie erwähnt, bei einer Behandlung, wie der oben angeführten, sämtliche Zellen gefärbte Netze zeigen.

Wo sollen wir nun ein derartiges zweckmäfsiges Fixierungsmittel suchen? Wir müssen uns dabei zunächst sagen, dass es kaum der Mühe wert sein dürfte, es in der Gruppe der »guten Fixatoren«, nach Tellyesniczkys Ansicht, zu suchen, d. h. unter den Fixierungsmitteln, welche entweder an und für sich oder in gewissen Kombinationen schnell und energisch eiweissfällend wirken, denn wenn irgend ein Fixierungsmittel die Fähigkeit besitzen soll, sekundäre Einwirkungen auf das Zellenplasma zu verhindern, so muss es, theoretischen Berechnungen nach, gerade dieses sein. Um so viel mehr muss unser Suchen darauf ausgehen zu ergründen, ob es einen Stoff gibt, der nur eine geringe eiweissfällende Fähigkeit besitzt, gleichzeitig aber gute Voraussetzungen hat, die Morphologie des Zellenplasmas zu konservieren — also Eigenschaften, die auch, wie wir gesehen haben, auszeichnend für die Osmiumsäure selbst sind.

Einen solchen Stoff gibt es auch, und er erbietet sich um so leichter, als er hinsichtlich seiner fixatorischen Wirkungen gerade mit Osmiumsäure verglichen worden ist; dieser Stoff ist Formaldehyd. Ich erinnere hier noch einmal an die Äusserungen von Sjöbring (66) und Tellyesniczky (78) über eine derartige Übereinstimmung (auch wenn ich keineswegs der chemischen Erklärung über die Einwirkung des Formaldehydes zustimme, die Sjöbring gegeben hat).

Wenn wir nun auch nachsehen wollen, was man hinsichtlich der Einwirkung des Formaldehyds auf Eiweisslösungen in vitro gefunden hat, so finden wir auch hierbei eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der Osmiumsäure. So hat Blum (12) gefunden, dass z. B. Serumalbumin und Ovoalbumin »vom Formaldehyd nicht nur nicht gefällt, sondern im gewissen Sinne sogar löslicher als vorher gemacht werden«; sie sind nämlich durch Formaldehydeinwirkung so verändert worden, »dass sie nunmehr auch beim Kochen der Mischung gelöst bleiben.« Fischer (19), der das Formaldehyd zwar zu seiner dritten Gruppe von Fixie-

rungsmitteln hinführt (mit den Charakteren: Nukleïnsäure, Deuteroalbumose und Serumalbumin werden bei jeder Reaktion gefällt«), findet doch, dass dasselbe »selbst 40 Proz., ... jedenfalls nur mittlere Fällungskraft« hat, und Berg (8), der zuerst die Fähigkeit der 7proz., dann die der 10proz. und schliesslich die der unverdünnten 40proz. Formaldehydlösung verschiedene Nukleïne und Nukleïnsäuren zu fällen prüfte, »war über die äusserst geringe Wirkung auch dieser letzteren Konzentration erstaunt.« Ähnliche Beobachtungen, die an einigen im Leben flüssigen Bestandteilen des Gewebes wie eiweissreichen Transsudaten, Blutserum unter gewissen Umständen gemacht wurden, bildeten auch einen der Ausgangspunkte für Sjöbrings Diskussion über das Formaldehyd.

Nun wissen wir ja auch, vielleicht vor allem durch Sjöbrings mehrerwähnte Untersuchungen, wie gut Formaldehyd in gewisser Konzentration (10—8 proz. = 1 Form. ven. + 4 aq.) die vitale Morphologie zu konservieren vermag, und wir haben auch alle Veranlassung anzunehmen, dass dasselbe mit seinem geringen Molekulargewicht — gerade im Gegensatz zur Osmiumsäure — ein gutes Diffusionsvermögen besitzen dürfte. Die sämtlichen Eigenschaften, welche wir als auszeichnend für unser gesuchtes Fixierungsmittel bezeichneten, finden wir sonach beim Formaldehyd wieder. Wie verlaufen nun die direkten Experimente bei Primärbehandlung der Ganglien mit diesem Mittel und darauf folgender Einwirkung von Osmiumsäure?

Zur Beleuchtung dieser Frage will ich nun erst über einen bestimmten Versuch berichten und wähle da einen der ersten, die ich vorgenommen habe, um hiervon ausgehend zu zeigen, welche Modifikationen in der Versuchsanordnung ich später passend gefunden habe, um in möglichst kurzer Zeit das beste Resultat zu erzielen. Die fraglichen Ganglien wurden in 10proz. Formaldehyd 4 Tage fixiert (= 1 Teil käufl. Formalin + 3 Teile Aq. dest.), kamen nachher für einen Tag in Wasser und wurden schliesslich

der Einwirkung einer gewöhnlichen 2 proz. Osmiumsäurelösung ausgesetzt; sämtliche Experimente wurden bei Zimmertemperatur vorgenommen. Der Versuch wurde im Januar d. Js. gemacht; Parallelversuche mit direkter Einwirkung 2 proz. Osmiumsäure ergaben noch nach 25 Tagen spärlich Zellen, die osmiumgeschwärzte Netze zeigten.

10 % Formaldehyd 4 Tage — H_2O 1 Tag — 2 % OsO_4 22 Tage: Zellen mit geringem oder mässigem pericellulärem Spaltraum. Sämtliche mit hellgelb gefärbtem Plasma, in welchem stets schwarz gefärbte Elemente in Form von Fäden mit grösserer oder geringerer Netzzusammenschliessung vorkommen und sich hübsch gegen den lichten Hintergrund abheben. In einigen Zellen, besonders in den peripherischer gelegenen, ist die Netzanordnung nicht ganz so elegant wie sie es in der überwiegenden Mehrzahl Zellen ist, sondern zeigt Tropfenverdichtungen. Feine Körnchenreihen kommen nicht vor, auch keine lichten „Kanäle", dem von Bergenschen Typus I entsprechend. Markscheiden lamellförmig aufgeteilt.

Die Antwort auf unsere Frage, die dieser Versuch gibt, ist unzweideutig. Wir sehen, wie bei einer Methodik, wie der hier angewandten, in sämtlichen Ganglienzellen osmiumgeschwärzte Elemente zu Tage treten, und wie in den allermeisten derselben die vitale netzförmige Anordnung dieser Elemente sehr elegant konserviert worden ist; die theoretischen Überlegungen haben uns also den richtigen Weg gezeigt. Die elegant beibehaltenen Netze zeigen auch hier die Vortrefflichkeit des Formaldehydes als Konservator der morphologischen Charaktere des Cytoplasmas, das schöne Aussehen derselben auch am zentralsten in den Ganglien zeugt deutlich davon, wie wenig bei Einwirkung von Formaldehyd die Diffusionsverhältnisse einspielen, und das Auftreten der Färbung in sämtlichen Zellen gibt uns des Ferneren die Gewissheit, dass die Annahme einer Quellung des Netzes als eine notwendige Voraussetzung für die Osmiumschwärzung richtig ist, und lehrt uns gleichzeitig, dass Formaldehyd in der angewandten Konzentration trotz seiner guten formkonservierenden Eigenschaften eine derartige Anschwellung nicht unmöglich macht.

Indessen haftet dieser Methodik — wie auch der ursprünglichen Osmiumsäuremethode — ein Mangel an, nämlich die lange Zeitdauer der Behandlung, wie z. B. in dem berichteten Falle (einberechnet der schliesslichen Auswaschung und Einbettung) nicht weniger als 29 Tage. Anderseits gaben auch erneuerte Versuche an die Hand, dass man nach einer derartigen Behandlung mit 10 proz. Formaldehydlösung 4 Tage hindurch, doch auf einzelne Zellen ohne osmiumgeschwärzte Elemente im Plasma stossen konnte und dies ganz besonders, wenn die Zimmertemperatur bei der Behandlung höher als in dem berichteten Falle war. Eine Verbesserung in der Methodik erwies sich sonach wünschenswert, und es gelang in der Tat auch ohne Schwierigkeit, sowohl die Behandlungszeit höchst wesentlich einzuschränken wie auch herauszufinden, unter welchen Bedingungen man vergewissert sein konnte, dass sämtliche Zellen ihre Binnennetze gefärbt bekamen.

Die am nächsten zur Hand liegende Erklärung zur Entstehung ungefärbter Zellen nach Behandlung mit Formaldehyd dürfte offenbar dieselbe sein, die wir zur Deutung der ungefärbten Zellen bei direkter Osmiumsäureeinwirkung anwandten, nämlich dass die Fixierung hier mit solcher Stärke geschehen ist, dass sie eine nachfolgende Wasseranschwellung unmöglich macht; und schon einige Parallelversuche zu den oben berichteten geben eine bestimmte Fingerweisung, dass eine derartige Erklärung auch hier zutrifft. Ich nahm nämlich gleichzeitig einige Versuche vor, bei welchen das 10 proz. Formaldehyd mit 20 proz. resp. mit 40 proz. (unverdünntem) ersetzt wurde, und es zeigte sich nun, dass nach 4tägiger Einwirkung, nicht mehr wie mit der 10 proz. Lösung sämtliche Zellen gefärbt wurden, sondern dass mit der 20 proz. Lösung ein ganzer Teil, meistens peripherisch gelegener, ungefärbt verblieben und mit der 40 proc. nur vereinzelte zentrale Zellen gefärbte Elemente zeigten. Wir sehen also, wie bei gesteigerter Stärke des Formaldehyds die

Osmiumschwärzung immer mehr abnimmt, und wir können diese Tatsache wohl kaum anders als einen Ausdruck immer exakterer Fixierung des Zellenplasmas deuten.

Indessen machte ich durch eine andere Variation in derselben Versuchserie noch eine Beobachtung betreffend die Einwirkungsweise des Formaldehyds, die mir zur Richtschnur diente. Ich unterbrach nämlich bei einigen Ganglien die Einwirkung des 40 proz. Formaldehyds schon nach einem Tage und nun trat — anstatt der sparsamen Färbungen nach 4 tägiger Behandlung — Färbung in sämtlichen zentraleren und einem grossen Teile der peripherischen Zellen auf. Wir ersehen sonach daraus, wie, ebenso wie bei gesteigerter Konzentration der Formaldehydlösungen auch mit der erhöhten Zeitdauer für deren Einwirkung eine immer festere Fixierung des Zellenplasmas eintritt, und spätere Versuche haben — wie auch zu erwarten war — mir gelehrt, dass auch ein dritter Faktor — die Temperatur — während der Einwirkung in dieser Hinsicht eine nicht unwesentliche Rolle spielt. Je höher diese nämlich ist, desto geringer braucht die Formaldehydkonzentration zu sein, um schliesslich die zur Osmiumschwärzung notwendige Wasseranschwellung des Binnennetzes unmöglich zu machen. So gibt z. B. auch die 10 proz. Formaldehydlösung, wenn sie 4 Tage bei einer konstanten Temperatur von 23—24° C. einwirkt, gewöhnlich recht viele ungefärbte Zellen, und nach einer ebenso langwierigen Einwirkung bei 35° C. erhält man nur eine geringe Anzahl Färbungen.

Also, die Faktoren, mit denen man bei Formaldehydfixierung zu rechnen hat, sind die Konzentration der Lösung, die Zeitdauer der Einwirkung und die Temperatur, unter welcher diese vor sich geht, und es ist nun nicht schwer, mit diesen Umständen vor Augen, zu einer exakten Kenntnis darüber zu gelangen, wann eine vollständige Osmiumschwärzung zu berechnen ist. Was nun zunächst die Konzentration der Formaldehydlösung angeht,

so ist diese die am wenigsten modifizierbare der drei Momente. Wir müssen nämlich stets daran denken, nicht nur die Möglichkeiten für eine Osmiumschwärzung zu erhalten, sondern auch so vollständig wie möglich die Morphologie des Zellenplasmas zu konservieren, und in diesem Falle ist es kaum rätlich eine schwächere als 10proz. Lösung des Formaldehyds anzuwenden. — Die beiden anderen, auf die Fixierung einwirkenden Faktoren können dagegen umsomehr nach Belieben variiert werden und, nachdem was oben angeführt wurde, ist es deutlich, dass wir gerade durch eine kürzere Einwirkung der Formaldehydlösung bei einer relativ niedrigen Temperatur auf die möglichst vollständige Färbung rechnen können — wobei doch gleichzeitig die starke Konzentration der Lösung vermag, die morphologischen Charaktere gut zu konservieren. Dies ist auch vollkommen der Fall und zahlreiche Versuche haben mir gelehrt, diese allgemeinen Prinzipien im folgenden Satz zusammenzufassen: Die Behandlung, die bei dem angewandten Materiale (Spinalganglien von Huhn) unseren Zwecken am besten entspricht, ist eine Einwirkung von 10proz. Formaldehydlösung (1 Teil käufl. Formalin + 3 Teilen aq. dest.) während einer Zeitdauer von ungefähr 8 Stunden bei einer Temperatur von 5—7° C. (Eisschrank). Mit einer derartigen Behandlung habe ich stets Osmiumschwärzung in sämtlichen Zellen erhalten, und die Netzanordnung ist gut beibehalten mit gleichförmigen, eleganten Netzfäden in der grossen Mehrzahl der Zellen.

Hiermit ist es uns also gelungen eine der beiden Verbesserungen in der ursprünglichen Methodik durchzuführen, die wir als notwendig aufstellten, und wir gehen nun zur Erwähnung der anderen über, zur Frage, auf welche Weise wir die Methodik auf eine kürzere Zeit beschränken können. Wir haben schon gesehen, wie die Zeit der Formaldehydeinwirkung von 4 Tagen auf 8 Stunden reduziert wurde, und wir werden auch finden, dass die beiden nachfolgenden Prozeduren, Wasser- und Osmium-

säurebehandlung, nicht unwesentlich verkürzt werden können. Was nun zunächst die auf Formaldehyd folgende Wasserspülung betrifft, so hat diese eine doppelte Bedeutung; teils dient sie dazu aus den Ganglien das Formaldehyd zu entfernen, womit sie mechanisch durchdrungen sind, verhindert sonach die diffuse, mehr oder weniger hochgradige Osmiumsäurereduktion, zu welcher das bleibende Formaldehyd sonst Veranlassung gibt und bewirkt dadurch, dass die Zellenbilder nach der Osmierung klarer und schöner werden, wobei sich die Osmiumnetze sehr hübsch gegen den lichten Hintergrund abheben; teils bewirkt sie natürlicherweise eine die Osmiumschwärzung vorbereitende Anschwellung der Netze, eine Tatsache, die auch dadurch bestätigt wird, dass, wenn diese Wasseranschwellung ausgeschlossen wird, die Netzfärbung deutlich später eintritt. Es zeigt sich jedoch, dass eine derartige, vorbereitende Anschwellung durchaus nicht direkt notwendig ist, weil das Wasser in der Osmiumsäurelösung genau dasselbe verrichten kann, und was die erstere Aufgabe, die mechanische Auswaschung des bleibenden Formaldehyds betrifft, so geht mit aller Deutlichkeit aus meinen Versuchen hervor, dass eine derartige Auswaschung, die ich am liebsten in fliessendem Wasser vornehme, nicht länger als auf eine Stunde ausgedehnt zu werden braucht.

Es ist jedoch in der dritten Phase der Methodik — der nachfolgenden Behandlung mit Osmiumsäure — wobei die wesentlichste Zeitersparung gewonnen werden kann und zwar ganz einfach, indem man die Osmiumsäure bei höherer als Zimmertemperatur einwirken lässt. Eine solche Temperatur hat ausserdem, wenn sie konstant ist, vor der zu verschiedenen Jahreszeiten ungleichen Zimmertemperatur den Vorteil, dass man für den Eintritt der Osmiumschwärzung eine exakte Zeitbestimmung geben kann. So stellen sich die ersten Andeutungen von Färbung bei 23—24° C. schon nach 3—4 Tagen ein und nach 7 Tagen ist die Färbung sehr vollständig; bei 35° C. erhält man

schon nach 2tägiger Einwirkung der Osmiumsäurelösung sehr schöne Bilder. Ich kann diese letztgenannte schnelle Färbung umsomehr empfehlen, als man auch bei ihr durch das ganze Ganglion denselben schönen Kontrast zwischen den schwarzen Netzen und dem lichten Zellenhintergrund erhält wie bei Osmiumeinwirkung bei niederer Temperatur. Eine ungleichmäfsige Färbung mit schwacher Färbung an einigen Stellen und schon Überfärbung an anderen habe ich für meinen Teil niemals bekommen, — was dagegen, woran ich erinnere, sehr leicht eintrifft, wenn man bei 35° C. die Ganglien einer direkten Einwirkung der Kopschschen Osmiumsäurelösung aussetzt.

Ich glaube sonach, dass wir allen Grund haben mit dieser Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäuremethode zufrieden zu sein. Sie erbietet, wie wir nun sehen können, eine nicht unwesentliche Zeitersparnis und sie gibt uns vor allen Dingen und im Gegensatz zur Kopschschen Methode eine Färbung, die, wir haben alle Veranlassung zu dieser Annahme, eine vollständige ist, wenn nur die Methode auf obenstehende Weise richtig angewandt wird; eine Färbung, deren Vollständigkeit sich sicherlich nicht nur darin äussert, dass alle Ganglienzellen gefärbte Elemente enthalten, sondern sich auch auf eine solche Weise dokumentiert, dass wir zu behaupten wagen, dass sämtliche vorkommenden Teile des Osmiumnetzes angeschwollen und geschwärzt zutage treten. (Fig. 18.)

Dass im Zusammenhang mit der Osmiumschwärzung eine Anschwellung wirklich vorkommt, kann man auch direkt unter dem Mikroskop studieren. Wenn man nämlich (nach Behandlung auf angegebene Weise mit 10 % Formaldehyd in Kälte 8 Std., danach Wasserauswaschung 1 Std. und dann Osmiumschwärzung) die Ganglien gerade im Anfang der Osmiumschwärzung untersucht (z. B. nach 4tägiger OsO_4-Einwirkung bei 23° C. oder nach einer 5—10stündigen solchen bei 35° C.), so erhält man einen unmittelbaren Eindruck davon, wie fein und grazil die

grauen oder grauschwarz gefärbten, oft kaum vom übrigen Cytoplasma sich abhebenden Fäden des Binnennetzes sind (Fig 17). Betrachtet man danach unter dem Mikroskop die Ganglien, die länger (7—10, resp. 2 Tage) in der Osmiumsäure gelegen haben, so kann man sich nicht des Eindruckes wehren, dass zugleich mit der zunehmenden Stärke der Osmiumschwärzung die Netzfäden augenfällig gröber geworden sind (Fig. 18), und dieser Eindruck steigert sich noch, wenn die Osmiumsäurebehandlung des weiteren ausgestreckt wird (14 resp. 4 Tage) (Fig. 19). Das Ganze ist zu evident, als dass es eine optische Täuschung sein könne, die durch den immer stärkeren Farbenkontrast zwischen dem Netze und dem übrigen Zellenplasma hervorgerufen wird.

Zur Debatte dieser Methodik will ich nun nur noch eine fernere Anweisung von mehr praktischem Interesse zufügen. Um gute Bilder zu erhalten ist es nämlich wichtig eine Formaldehydlösung anzuwenden, die nicht zu lange gestanden hat, und dies hat wahrscheinlich seinen Grund darin, dass in älteren Lösungen, besonders wenn sie nicht in dunklem Gefäss verwahrt werden, durch Oxidierung des Formaldehyds eine Verunreinigung mit Ameisensäure entsteht. Experimente, mit einer mit Ameisensäure versetzten frischen Formaldehydlösung ausgeführt, legen auch zu Tage, dass Ameisensäure, wenn sie in genügender Konzentration vorkommt, die Osmiumschwärzung sogar ganz und gar zu verhindern vermag. Diese Beobachtung lehrt uns auch, dass wir die Formaldehydfixierung im Dunkeln vornehmen müssen, wodurch wir dann am besten dem Auftreten einer Oxydation während der Behandlung vorbeugen und sonach eine störende Einwirkung der Ameisensäure vermeiden[1]).

[1]) Ich habe zu meinen Versuchen teils Scherings „Formalin", teils Mercks „Formaldehydum solutum" benutzt, und auf Grund der Erfahrung, die ich dabei gewonnen habe, muss ich dem letzteren einen kleinen aber bestimmten Vorzug einräumen, hinsichtlich der Fähigkeit, die morphologischen Charaktere der Netze zu konservieren.

Was diese Untersuchung uns sonach gelehrt hat, geht in Kürze aus folgendem hervor:

1. Die Ansicht, zu der wir in Vorhergehendem gelangten, nämlich, dass eine Wasseranschwellung des Binnennetzes notwendig ist, damit dieses osmiumgeschwärzt werde, wird auf das schönste durch die Resultate bestätigt, welche die Versuche mit Formaldehyd ergaben. Gleichzeitig hat uns das Stadium der Einwirkungsweise dieses Fixierungsmittels zu einer Methodik geführt, die osmiumgeschwärzte, morphologisch gut konservierte Netze, überall wo solche zu finden sind, d. h. in sämtlichen Ganglienzellen eines Spinalganglions schnell, sicher und vollständig darzustellen vermag.
2. Diese Methodik besteht in einer Primärbehandlung mit einer Formaldehydlösung, Auswaschung mit Wasser und Nachbehandlung mit einer gewöhnlichen 2 proz. Wasserlösung von Osmiumsäure. Die spezielle Versuchsanordnung, die hinsichtlich des hier vorliegenden Untersuchungsmateriales (Spinalganglien von Huhn) die schnellsten und schönsten Resultate gegeben hat, ist die folgende gewesen (s. Fig. 18):
   a) 10 proz. Formaldehydlösung (= 1 Teil käufl. Formalin + 3 Teile aq. dest.) in 5—7° C. während 8 Stunden.
   b) Wasserauswaschung 1 Stunde.
   c) 2 proz. Osmiumsäurelösung bei 35° C. während 2 Tagen.[1])
3. Frische Formaldehydlösung und Einwirkung derselben im Dunkeln sind Bedingungen einer guten Färbung.

[1]) Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, dass bei anderem Material als Spinalganglien von Huhn die ebenerwähnte, spezielle Formulierung der Methode eventuell geändert werden muss, wenn die vollständigste Färbung der Binnennetze erhalten werden soll. So habe ich z. B. in Spinalganglien von Kaninchen erst durch Primärbehandlung mit 40 proz. (unverdünntem) Formaldehyd und mehrstündige Auswaschung sämtliche Binnennetze gefärbt erhalten. Es gilt also in jedem Falle die beste Versuchsanordnung experimentell herauszufinden.

V.

Es dürfte nun an der Zeit sein, auf einige Augenblicke zu zwei alten Bekannten zurückzukehren, nämlich zu den v. Bergenschen Kanälchen, Typus I und II, und ich verweile dann zuerst bei den letzteren. Ich erinnere hier aufs neue daran, dass ich bei Behandlung mit der unveränderten Kopschschen Methode diese Kanälchen zweiten Typus vor allem in Zellen ohne osmiumgeschwärzte Netze oder mit nur sparsam vorkommenden Teilen solcher angetroffen habe, und dass sie ohne Zweifel an Frequenz zunehmen, wenn die Osmiumsäurebehandlung bei 35° C. geschah; und wir können nun nicht im Zweifel darüber sein, was dieser Befund zu bedeuten hat. Derartige Zellen müssen wir nämlich auf Grund obiger Erfahrungen als die am exaktest fixierten betrachten, was mit andern Worten bedeuten will, dass deren Cytoplasma überhaupt nicht oder nur höchst unbedeutend eine nachfolgende Dehnung zulässt, und es ist offenbar, dass ein derartiges Plasma — z. B. bei Wasserentziehung mit Alkohol bei der Einbettung — leicht über seine Elastizitätsgrenze hinaus versucht werden und dabei an einer oder mehreren Stellen springen kann. Sind nun diese »Kanälchen« in Wirklichkeit derartige artefizielle Sprünge im Plasma, so dürfte weiteres Beweismaterial hierfür von den Formaldehydversuchen zu holen sein. Wir müssen nämlich schliessen, dass in diesem Falle auch hier bei stärkerer Fixierung (= Behandlung mit starken Lösungen, lange Einwirkungsdauer, hohe Temperatur) eine nicht unbedeutende Erhöhung in der Anzahl dieser »Kanälchen« zu erwarten steht. Die Resultate der Formaldehydversuche zeigen auch, dass dies ohne Zweifel der Fall ist. Während nämlich nach Behandlung mit 10proz. Lösung 8 Stunden in Kälte keine oder nur sehr wenige »Kanälchen« entstehen, so treten solche dagegen nach viertägiger Einwirkung von 40proz. (unverdünntem) Formaldehyd schon bei Zimmertemperatur in den meisten Zellen

im Ganglion auf und zwar nicht selten sehr zahlreich (Fig. 14). Ich kann, nach dem was hier oben gesagt wurde, diese Bilder unmöglich anders als reine Artefakten auffassen, und diese Auffassung gewinnt fernere Stütze durch die Beobachtung, dass auch, wenn man mit Formaldehydbehandlung Schwarzfärbung des Binnennetzes erhält, doch zuweilen derartige Kanälchen zu Tage treten; hierbei kann man dann, womöglich noch deutlicher als in Ganglien, die mit der Kopschschen Methode behandelt wurden, sehen, dass es zwischen diesen lichten Sprüngen und dem Binnennetze durchaus keinen morphologischen Zusammenhang gibt (Fig. 15).

Wenn ich also wage, über diese Kanälchen eine Meinung kategorisch auszusprechen, so wage ich es dagegen keineswegs hinsichtlich der v. Bergenschen Kanäle des Typus I, derjenigen sonach, die morphologisch mit dem osmiumgeschwärzten Binnennetze übereinstimmen sollen. Ich habe nämlich mehrmals geglaubt, der definitiven Lösung der Frage von ihrer Entstehung nahe zu sein, habe mir aber jedesmal sagen müssen, dass ich in Wirklichkeit entfernter davon war, als ich selbst glaubte. Zuerst war die Beobachtung, dass bei der primären Wasserbehandlung schliesslich eine Auslösung der mit Osmiumsäure schwärzbaren Substanzen eintritt, der Ausgangspunkt meiner Versuche und ich legte mir die Frage vor: sind vielleicht »die Kanälchen des ersten Typus derartige Auslösungsbilder? Eine bestimmte Stütze für diese Auffassung meinte ich durch die Versuche mit 0,1-proz. Osmiumsäure in physiologischer Kochsalzlösung zu erhalten. Wenn ich nämlich bei einer Temperatur von 35 ° C die Ganglien mit einer derartigen Lösung behandelte und dieselbe wenigstens einmal täglich erneuerte, so erhielt ich nach 3—4 Tagen zahlreiche, einigermafsen gut konservierte, osmiumgeschwärzte Netze sowohl in den peripherischen wie in den zentralen Zellen, wenn ich aber die Ganglien in einer und derselben Lösung (also ohne Erneuerung) liegen liess, erhielt

ich nur spärliche Osmiumschwärzungen, wohl aber in recht vielen Zellen Züge, die, wenigstens an gewissen Stellen, eine ausgeprägte morphologische Ähnlichkeit mit dem Binnennetze hatten. Nun musste ich mir gleichwohl sagen, dass dieser letztere Fund, auch wenn er eine Auslösung bedeutet, nicht unmittelbar auf das Resultat mit einer Wasserlösung der Osmiumsäure übergeführt werden kann. Wie schon vorher erwähnt, entstehen nämlich mittelst einer solchen Lösung von entsprechender Stärke (0,1 Prozent) als Zeichen einer beginnenden Auslösung keine langgestreckten Kanäle, sondern statt dessen runde »Ringkörnchen«. Ich dachte mir jedoch, dass man die nach Behandlung mit 2proz. Wasserlösung der Osmiumsäure entstehenden Kanälchen des ersten Typus auf folgende Weise erklären könne: Zuerst fixiert die Osmiumsäure die Zellen in solchem Maſse, dass die Morphologie des Netzes verhindert wird gar zu viel destruiert zu werden und darauf kann, besonders wenn die Stärke der Osmiumsäurelösung durch Reduktion in vitro bedeutend abgeschwächt worden ist, das Wasser — erst schwellend und dann auslösend — einwirken; lichte Kanäle entstehen sonach mit der Morphologie des Netzes. Um diesen Erklärungsversuch zu prüfen, habe ich zahlreiche Experimente gemacht, indem ich zunächst eine kürzere Zeit (bis $1^1/_2$ Stunden hinab) eine 2proz. Osmiumsäurelösung auf die Ganglien einwirken liess, dieselben dann einer Wasserbehandlung von verschiedener Dauer (bis zu 8 Tagen) aussetzte und sie schliesslich wieder mit 2proz. Osmiumsäure und zwar so lange Zeit behandelte, wie es zu einer guten Osmiumschwärzung notwendig ist. Das Resultat dieser Versuche wurde jedoch das gerade Gegenteil zu dem, was ich erwartet hatte. Trotz genauesten Suchens fand ich kaum eine einzige solche, mit lichten Kanälen versehene Zelle, wie ich erwartet hatte. (Was ich jedoch bei diesen Versuchen fand, war, dass das Binnennetz nach einer derartigen intermediären Wasserbehandlung der Präparate, bedeutend schneller

osmiumgeschwärzt wurde als die Netze in den Zellen der Ganglien, die als Kontrollprobe einer gewöhnlichen Behandlung nach der Kopschschen Methode ausgesetzt wurden).

Damit war es also mit dieser Hoffnung vorbei und ich fing nun von Anfang und einem andern Ausgangspunkte an. Ich ging nämlich von der Beobachtung aus, die ich — wie auch v. Bergen — gemacht habe, dass in den Zellen, wo Kanälchen »des ersten Typus« beobachtet werden, das Plasma nicht selten ziemlich stark diffus dunkelgefärbt ist, und ich legte mir da die Frage vor, ob dies nicht möglicherweise bedeuten könne, dass es ganz einfach das noch ungefärbte Binnennetz sei, das sich optisch demonstrieren lasse, wenn aus einer oder anderer Veranlassung das übrige Plasma eine dunklere Färbung als gewöhnlich angenommen hat. Ich dachte mir nun, dass eine derartige Dunkelfärbung des Plasmas darauf beruhen könne, dass durch eine unvollständige Auswässerung ein Teil überflüssige Osmiumsäure in den Zellen verblieb und nachher bei der Einbettung vom Alkohole reduziert wurde, und ich unternahm daher einige Versuche, um die Richtigkeit dieser Möglichkeit zu prüfen. Ich behandelte sonach die Ganglien mit einer 2 proz. Osmiumsäurelösung während so langer Zeit, dass man berechtigt war anzunehmen, dass ein Teil Binnennetze (trotz Möglichkeit für Färbung) doch noch ungefärbt sein müsse, und überführte diese Ganglien darauf unmittelbar in 80 proz. Alkohol. Das Resultat ergab, dass hier und da einige Zellen wirklich deutliche »Kanälchen des ersten Typus« mit einem oft sehr schönen Farbenkontrast gegen das übrige Plasma zeigten (Fig. 13), aber anderseits lehrten mir gleichzeitig vorgenommene Kontrollversuche, dass auch die von mir gewöhnlich angewandte Auswässerung (über Nacht in fliessendem Wasser) das Auftreten derartiger lichter Züge nicht unmöglich macht.

Auch diese Versuche taugen sonach nicht zu endgültigem Beweismaterial, und ich würde bereitwillig zugeben, dass ich vor

dieser Frage ohne Antwort stehe, wenn nicht schliesslich gerade die Formaldehydversuche sich dazu angetan erwiesen hätten, mir zum Leitfaden bei Beantwortung dieser Frage zu dienen. Es ist nämlich, soweit meine Erfahrung reicht, vollständig konstant, dass, wenn die Osmiumsäureeinwirkung nach der Behandlung mit frischer Formaldehydlösung und Wasser genügend lange ausgestreckt wird (z. B. 3—4 Tage bei 35 ° C.), so werden niemals, sei es auch in einer einzigen Zelle, derartige lichte Züge angetroffen und dieser Umstand hilft uns wenigstens insofern ein gutes Stück auf den Weg, als er uns einen exakten Beweis dafür bringt, dass diese Kanäle nicht das sind, wozu v. Bergen sie machen will, nämlich zum Ausdruck einer vitalen Veränderung im Binnennetze, sondern statt dessen als ein Produkt einer nicht in allen Details berechenbaren Technik aufzufassen sind.

In Wirklichkeit scheinen auch die Formaldehydversuche die Auffassung zu bestätigen, dass diese lichten Kanäle nur unvollständige Färbungen seien. Es kommt nämlich zuweilen vor, dass, wenn man bei derartigen Versuchen die Osmierung unterbricht, wenn die Osmiumschwärzung der Binnennetze noch in ihrem Anfange ist, man hier und da derartige Kanäle beobachten kann (Fig. 16), und da bei fortgesetzter Osmierung diese Kanäle verschwinden, dürfte dies wohl kaum auf andere Weise zu deuten sein, als dass die Färbung dann vollständiger geworden ist. Wir würden sonach zuweilen Gelegenheit haben, die beiden, bei Osmiumsäure-Behandlung vor sich gehenden Prozesse — Anschwellung und Osmiumschwärzung — bis zu einem gewissen Grade getrennt zu sehen, d. h. die Anschwellung geht hier der Schwärzung etwas voran.

Hinsichtlich der hier berührten Fragen können wir also folgendes Resultat verzeichnen:

1. Die Kanälchen des zweiten Typus sind ganz einfach künstliche Ritzen-(Sprung-)bildungen.

2. Die Kanälchen des ersten Typus sind wahrscheinlich als unvollständige Färbungen wassergeschwollener Netze zu betrachten, welche, auf Grund des Kontrastes zu dem mehr oder weniger dunkel gefärbten übrigen Zellenplasma, optisch zu Tage treten.

VI.

Wenn wir nun nochmals auf die soeben abgeschlossene Analyse zurückblicken, sehen wir, dass beim Fortschreiten derselben auch einige Beobachtungen über die rein fixierungstechnischen hinaus, die das eigentliche Ziel der Analyse war, gewonnen sind. Wir haben das Vorkommen des Binnennetzes in sämtlichen Spinalganglienzellen nachweisen können; wir konnten auch beweisen, dass die ganze v. Bergensche Konstruktion eines cyklischen Verlaufes mit »Entstehungs«- und »Schwund«-Bildern auf mangelhafter Technik basiert und nicht der Wirklichkeit entspricht; wir konnten analysieren, dass auch die tropfenförmigen Anschwellungen im Netze, die zuweilen mit der Osmiumsäuremethode, oft mit der Golgi-Methode und sehr ausgesprochen mit der Cajal-Methode hervortreten, artefizielle Veränderungen der feinen, gleichdicken Netzfäden darstellen; wir haben schliesslich auch das Recht die vitale Natur der »Kanalisierung« im »Trophospongium« zu bezweifeln, die Holmgren gesehen und als einen Beweis deren trophischer Funktion gedeutet hat, ebenso wie auch die Nelisschen Funde als unzweifelhaft den Kanälen des zweiten Typus entsprechend, als Artefakten betrachtet werden müssen. — Was sonach nach diesen kritischen Negierungen noch übrig bleibt, ist, dass es im Cytoplasma der Ganglienzellen ein ausserordentlich feines System von Fäden gibt, die mehr oder weniger vollständig zu einem zierlichen Netze zusammengefügt sind, ohne dass es uns gelungen ist, irgend welche Variationen im Aussehen dieses Netzes zu

beobachten, die als Ausdruck einer vital vorkommenden Veränderlichkeit desselben hätten gedeutet werden können.

Nun drängt sich uns die Frage auf: Können wir der Frage, was dieses Netz eigentlich zu bedeuten habe, etwas näher zu Leibe gehen? Gewiss, und wenn wir nun diese Analyse auch nur bis zu einer gewissen Grenze führen, so dürften fortgesetzte Untersuchungen sicherlich erreichen, diese interessante Frage weiter vorwärts zu führen. Was wir nun zunächst hervorheben können, ist, dass dieses Netz nichts mit dem Fibrillennetze zu tun hat. Wir sehen schon wie Bethe (10), der wohl mehr als irgend ein anderer die Fibrillen studiert hat, mit Bestimmtheit einen derartigen Standpunkt vertritt, und ungefähr gleichzeitig hebt Golgi (33), von seiner intimen Kenntnis des »apparato reticolaro interno« ausgehend, dasselbe hervor. Wollen wir diesen bestimmten Äusserungen zweier so sachkundiger Forscher etwas hinzufügen, so kann das nur in Form einer weiteren Bestätigung dieser Ansicht geschehen, und wir gelangen zu einer derartigen Bestätigung besonders durch die Beobachtung, dass das Fibrillennetz ein vollständiges, d. h. nirgends unterbrochenes Netzwerk ist, während das mit Osmiumsäure schwärzbare Netz augenfällig von Fäden aufgebaut wird, die zuweilen vollständig isoliert liegend, zuweilen in grösserer oder geringerer Ausstreckung zu einer Netzanordnung zusammenhängend angetroffen werden können. Dass diese Verschiedenheit so prinzipieller Natur ist, dass wir deswegen berechtigt sind, die beiden Netze als verschiedene Sachen zu betrachten, dürfte ausser allen Zweifel gestellt sein.

Dieser erste Teil der Analyse zeigt uns sonach, was das Binnennetz nicht ist. Glücklicherweise gibt es jedoch die Möglichkeit einen Leitfaden auch zur Gewinnung der Kenntnis zu erhalten, was das Netz mehr direkt ist, und dabei hilft uns wieder ein Studium der embryonalen Verhältnisse. Ich erinnere an die Beschreibung, die ich zu Anfang der Abhandlung über

die embryonalen Spinalganglienzellen gegeben habe. Wir sahen hier, wie der Zellenkern so gut wie konstant gegen die eine Peripherie der Zelle verschoben ist und nicht selten sogar eine Einbuchtung seines zentralen Randes zeigt, wie nach Osmierung zentral im Plasma ein dunkelgefärbter, gut abgegrenzter, runder Ball hervortritt, der unmittelbar an den Kern grenzt und wie dieser dunkelgefärbte Ball teils in eine grauschwarze »Grundsubstanz«, teils in eine intensiv schwarz gefärbte, körnige oder oft netzförmig angeordnete »Ausdifferenzierung« aufgeteilt werden kann, welch letztere offenbar dem Binnennetze während der postembryonalen Zeit entspricht (Fig. 25). Wenn man nun jedoch Embryone, anstatt einer Behandlung mit Osmiumsäure, einer solchen mit gewöhnlichen Fixierungsmitteln und Färbung mit Eisenhaematoxylin-Erythrosin aussetzt, so erhält man ein recht interessantes Vergleichsmaterial zu den Osmiumbildern. Ich verweise zwecks eines derartigen Vergleiches auf die Fig. 20 und 21; beide sind nach Präparaten eines und desselben 13 Tage alten Embryos gezeichnet. Fig. 21 zeigt das Osmiumbild, Fig. 20 ein Bild, das man nach Fixierung mit Perenyis Flüssigkeit und Färbung wie angegeben erhält. Die prinzipielle Ähnlichkeit, die zwischen den beiden Bildern vorkommt, ist unverkennbar. Wir sehen den Kern auf dieselbe Art in beiden liegen, hell, blasenförmig, zuweilen zentral konkaviert, und wir finden auch nach Perenyi-Fixierung und Eisenhaematoxylin-Erythrosin-Färbung denselben Kontrast zwischen der zentralen und peripherischen Partie des Plasmas wie im Osmiumbilde. Der Unterschied ist nur, dass die Färbung nun eine andere ist; die peripherische, lichte Plasmazone im Osmiumbilde wird nun von dicht bei einander gelagerten, blauschwarz gefärbten Schollen, unzweifelhaft Tigroidkörnchen, eingenommen, und der zentrale Ball ist nach genügender Erythrosinbehandlung lebhaft rot gefärbt; gerade durch diese seine Färbung tritt er ebenso schön hervor wie der dunkelgefärbte Ball im Osmium-

bilde. Es kann also als unzweifelhaft betrachtet werden, dass der rote und der schwarze Ball in den resp. Präparaten eine und dieselbe Bildung darstellt, und was diese Beobachtung nun so interessant macht, ist, dass man in dieser, bei genügender Ausdifferenzierung im übrigen homogen rotgefärbten zentralen Zone mit vollständiger Regelmäfsigkeit ein stets einzelnes, oft nicht ganz rundes, sondern stäbchen- oder hantelförmiges Körnchen antrifft, welches auch bei einer recht weit vorgeschrittenen Differenzierung doch immer kräftig schwarz gefärbt ist und entweder im Zentrum des roten Balles oder — was viel gewöhnlicher ist — zwischen dem Zentrum und dem Kerne liegt, und zwar längs einer Linie, von der man sich denken kann, dass sie die Zentra des Balles und des Kernes mit einander verbindet.

Diese Beobachtungen geben unmittelbar den Eindruck von einer ausserordentlichen Ähnlichkeit zwischen diesen Funden und denjenigen, die Ballowitz in den Epithelzellen der Membrana descemeti machte. Derselbe peripherisch gelegene Kern, derselbe zentrale Ball im Plasma, dasselbe haemotoxylin-gefärbte Körnchen innerhalb dieser Bälle und dieselbe Netzausdifferenzierung. Der Unterschied besteht nur darin, dass sich dieses Netz in den Ganglienzellen nicht mit Eisenhaematoxylin herstellen lässt. Und ich gelangte zur Gewissheit darüber, dass wir in der Tat vor identischen Bildungen stehen, seitdem es mir gelungen ist, vermittelst der Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäure-Methode nachzuweisen, dass auch die Netzstruktur in den Epithelzellen der Membrana descemeti osmiumgeschwärzt werden kann [Versuch gemacht mit Hornhaut von Kaninchen (Fig. 12)]. Die Frage angehend die Spinalganglienzellen lautet also ebenfalls: Ist der Ball als eine »Riesensphäre« zu betrachten, ist das Binnennetz eine »Sphärenstruktur« und ist das haematoxylingefärbte Körnchen ein Zentralkörperchen?

Betrachten wir nun zuerst das letztgenannte, so finden wir dies keineswegs im voraus sicher. Wir sehen nämlich, dass Bethe (11) (S. 149), welcher an seinem Untersuchungsmaterial (Hühnerembryonen vom sechsten bis zehnten Tage) unzweifelhaft dieselben Tatsachen, wie die nun geschilderten, beobachtet hat, es als »vorläufig zweifelhaft« betrachtet, dass diese Körnchen Zentralkörperchen sein konnten. Wenn wir jedoch etwas näher untersuchen, warum Bethe sich so skeptisch verhält, so sehen wir, dass dieses offenbar seinen Grund in dem Schicksal hat, welches Lenhosséks (56) Fund von »Centrosomen« und »Sphären« in den Spinalganglienzellen des Frosches traf. Wir können nämlich nun mit Bestimmtheit sagen, dass Lenhossék bei der Deutung dieser seiner Funde nicht das rechte getroffen hat, sondern dass diese Bilder einen Teil der spiralförmig verlaufenden Züge von Nervenfibrillen ausmachen, sei es nun, dass diese Fibrillen vom Achsenzylinder [Buehler (15)] kommen oder mit gewissen, in die Ganglienzellen eindringenden Kapselprozessen [Holmgren (40)] folgen; wenn diese Bildung im Präparat im optischen Querschnitte vorliegt, entstehen die verräterischen Bilder, welche Veranlassung zu Lenhosséks unrichtiger Auffassung gaben.

Nun müssen wir jedoch unmittelbar bemerken, dass die Kritik, die diese »Centrosomen« so effektvoll getroffen hat, keineswegs als Gegenbeweise dagegen angewendet werden kann, dass es Zentralkörperchen sein sollten, die wir in den Spinalganglienzellen der Hühnerembryonen vor uns haben. Wie sorgfältig man nämlich auch Schnitt auf Schnitt in einer ununterbrochenen Serie durchmustert, so sind doch niemals irgend welche Andeutungen zu beobachten, dass die fraglichen Bildungen einen Teil irgend einer in die Ganglienzellen hineinstrahlenden Bildung sein könnten. Der erytrosingefärbte Ball nimmt stets den gleichen zentralen Platz im Zellenplasma ein und das haematoxylingefärbte Körnchen verbleibt beständig ein, wenn

auch zuweilen deutlich stabförmiges, Körnchen, und man kann niemals beobachten, dass es einen Teil eines Fibrillenzuges ausmacht. Im Gegenteil sprechen schon mehrere Umstände dafür, dass dieses Körnchen wirklich ein Zentralkörperchen ist. Was nun zuerst die Darstellungsmethode betrifft, ist diese analog derjenigen, mit welcher Fürst (25) seine bedeutungsvollen Funde von Zentralkörperchen in der embryonalen Netzhaut gemacht hat, und man sieht auch an meinem Untersuchungsmaterial, wie ausserordentlich distinkt und scharf im Präparat befindliche unzweifelhafte Zentralkörperchen (z. B. die um den Zentralkanal des Rückenmarks herumliegende Körnchenreihe) nach einer derartigen Fixierung mit Perenyis Flüssigkeit zu Tage tritt, ebenso auch wie gut diese — ebenso wie die Körnchen in den Spinalganglienzellen! — einer ziemlich weit gehenden Ausdifferenzierung widerstehen. In der Tat ist die Schärfe des Bildes nach dieser Fixierung sogar grösser als nach Fixierung mit dem zu diesem Zwecke so berühmten Sublimate oder Sublimat-Eisessige, welche ich ebenfalls und mit im übrigen gleichem Resultat zur Beobachtung vorliegender Dinge angewendet habe.

Wenden wir nun unsere Blicke einem andern Umstande zu, nämlich der Lage der fraglichen Körnchen in den Spinalganglienzellen, so finden wir auch hierin Stützpunkte für die Annahme, dass sie als Zentralkörperchen zu betrachten sind. Teils nämlich trifft man sie beständig ungefähr auf dem Platze in den Zellen, wo man die grösste Veranlassung hat möglicherweise befindliche Zentralkörperchen zu erwarten; wir sehen z. B. wie sie beinahe stets in einer Linie liegen, welche die Mittelpunkte der Zelle und des Kernes (radius vector: Heidenhain) verbindet; teils gibt es eine auffällige Ähnlichkeit zwischen der Lage dieser Körnchen und der Lage der Zentralkörperchen, die Buehler (15) in den Spinalganglienzellen verschiedener Tiere beobachtet hat.

Jedoch auch Buehlers Beobachtungen haben vor den Augen Bethes (11) keine Gnade gefunden; er findet nämlich, dass die von Buehler vorgelegten Abbildungen »sehr wenig Überzeugungskraft« besitzen. Wir müssen also der Sicherheit wegen versuchen, unsere Auffassung von der Zentralkörperchennatur der gesehenen Körnchen auf jenen Wegen des ferneren zu bestätigen, die uns noch zur Verfügung stehen. Es erbietet sich dann zunächst der Versuch, diesen Körnchen bis hinab zu jungen Embryonen zu folgen, und dies habe ich auch — sowohl mit Perenyis wie mit Sublimat-Eisessigfixierung — getan. Das Resultat ist kurz und gut, dass dasselbe Körnchen mit vollständig derselben Lokalisation (nebst dem Kerne in der Richtung der grössten Protoplasmamasse) bis hinab zu Embryonen von 4 Tagen beobachtet werden kann, also bis auf ein Stadium hinab, wo die Keimzellen der Spinalganglienzellen sich noch teilen und sonach mit Zentralkörperchen versehen sein müssen. (Fig. 23.)

Weiter habe ich auch den Versuch gemacht, durch Anwendung von Kolsters (54) spezieller Methode zur Darstellung von Zentralkörperchen in den Nervenzellen eine Antwort auf die Frage zu erhalten. Diese Methode besteht in Fixierung mit Pikrinsäure-Sublimat, Behandlung des fixierten und ausgewaschenen Präparates im Wärmeschrank mittelst ammoniakalischen Alkohols, Entfernung des Ammoniaks durch Zusatz von Salzsäure zum Einbettungsalkohol, und Färbung der Schnitte mit Eisenhämatoxylin. Das »spezielle« in der Methodik ist sonach die Ammoniakbehandlung, und deren Bedeutung liegt darin, dass das Ammoniak die Fähigkeit besitzt, die Tigroidschollen ihrer Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin zu berauben und dadurch eine Verwechslung zwischen diesen und den Zentralkörperchen zu verhindern. Ohne Zweifel erfüllt die Methode diese Aufgabe auf vollkommen zufriedenstellende Art und die Schwäche, welche sie trotz alledem besitzt, ist anderswo zu suchen. Es ist nämlich Kolster nicht

gelungen, mit irgendwelchen chemischen Mitteln die Färbbarkeit einer anderen, in den Nervenzellen vorkommenden Substanz mit Eisenhämatoxylin zu verhindern, die Veranlassung zur Verwechselung mit den Zentralkörperchen geben kann, nämlich das Pigment.

Da jedoch bei diesen embryonalen Spinalganglienzellen, von welchen hier die Rede ist, Pigment wie bekannt nicht vorkommt, so kann dieser — in einer geübten Hand doch vielleicht nicht so fühlbare — Mangel in der Technik sich nicht geltend machen und der grosse Vorteil der Methode — die Fähigkeit das Tigroid abzufärben — muss um so viel mehr ungetrübt zu Tage treten. Es ist jedoch keine leichte Methode, weil die Ammoniakbehandlung ihrer Zeitdauer und Stärke nach jedem speziellen Objekte besonders angepasst werden muss und dieser Umstand verursachte auch, dass mir die Kolstersche Technik nicht so scharfe Resultate brachte als erwünscht war. Ich nahm dann die kleine Modifikation derselben vor, dass ich die Ammoniakbehandlung aufschob, bis ich das Präparat eingebettet und geschnitten hatte: ich behandelte sonach die auf dem Objektträger befindlichen Schnitte mit einer Wasserlösung von Ammoniak unmittelbar vor der Beizung mit Eisenalaun. Auf diese Weise gelang es mir, besonders durch eine Behandlung mit 1 Teil käufl. Ammoniak + 12 Teilen aq. dest. während 2 Stunden in Zimmertemperatur, Bilder zu erhalten, die aufs allerschönste sowohl die Vorzüglichkeit der Kolsterschen Methode demonstrierten, wie auch die Zentralkörperchennatur der fraglichen Körnchen zu Tage legten. Nach der Eisenhämatoxylin-Erythrosin-Färbung zeigte es sich nämlich, dass die ganze peripherische Zone der blauschwarzen Tigroidschollen nun vollständig verschwunden war; das ganze Plasma zeigte also einen schmutzig rötlichen Farbenton — ausgenommen das eventuelle Zentralkörperchen, welches sich noch immer lebhaft mit Eisenhämatoxylin färbt und scharf gegen die Umgebung kontrastierend markiert (Fig. 22).

Nun kommt also die Frage: Wenn es sich wirklich um ein Zentralkörperchen handelt, ist dann der dasselbe umgebende, mit Osmiumsäure dunkelgefärbte und mit Erythrosin rotgefärbte Ball eine Sphäre und ist das Binnennetz eine »Sphärenstruktur«? — Ich muss hierbei sagen, dass es mir geglückt ist nachzuweisen, dass wenigstens eine recht intime Verbindung zwischen diesen Bildungen und den Zentralkörperchen besteht; es ist mir nämlich gelungen, mittelst der Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäuremethode die nun geschilderten Tatsachen zu beobachten bis hinunter in die kleinen Zellen der Spinalganglien bei 4—5 tägigen Embryonen. Fig. 24 demonstriert einen derartigen Befund und es geht aus diesem Bilde hervor, dass es fortwährend dieselbe osmiumgeschwärzte Bildung ist, die wir vor uns haben; dasselbe prinzipielle Aussehen und dieselbe Lage wie ein unmittelbar an den Kern stossender und deutlich lediglich im Cytoplasma liegender gerundeter Ball. Wir können also durch die ganze Embryonalzeit eine konstante und unverkennbare Beziehung zwischen den erwähnten Bildungen und den Zentralkörperchen beobachten, eine Beziehung, die, wie wir uns sagen müssen, auf einen so intimen Zusammenhang deutet, dass es sich hier kaum nur um einen »zufälligen Befund« handeln kann (Holmgren (46), (S. 295.) Die Aufgabe ist hier nur, festzustellen, wie intim diese Beziehung in Wirklichkeit ist. Wenn wir nun versuchen diese Aufgabe zu lösen, so können wir wiederum einen Leitfaden für unsere Beurteilung in den Meinungen finden, die vorher betreffs vergleichbaren Materials ausgesprochen worden sind, und zwar von Ballowitz (5), Heidenhain (35) und Fürst (24). Am stärksten prononciert Ballowitz die intime Natur dieser Beziehung; wie schon erwähnt, sagt er ja nämlich hinsichtlich seiner Befunde in den Epithelzellen der Membrana descemeti ganz kategorisch: Die zentrale Scheibe im Plasma ist eine »Riesensphäre«, die Netze eine »Sphärenstruktur«. Die beiden anderen Forscher äussern sich dagegen vorsichtiger. Fürst

gibt nur eine »gewisse Verbindung« zwischen der Sphäre und den von ihm gemachten Funden in den Ganglienzellen des Lachses und Lachsembryos bezw. einigen anderen mit diesen verglichenen Bildungen zu (darunter auch den Ballowitzschen Funden; vergl. meine Historik), und Heidenhain äussert sich noch skeptischer; er verleugnet nämlich ganz und gar, dass die von Ballowitz als Riesensphäre gedeutete Bildung eine wirkliche Sphäre ist und bestreitet folglich auch, dass die Netzausdifferenzierung eine Sphärenstruktur ist. Das einzige, das Heidenhain zugibt, ist, dass sowohl Ballowitz' mehrerwähnter Fund, wie seine eigenen Funde in den Samenzellen von Proteus in einer unzweifelhaften topographischen Beziehung zur Sphäre stehen, und seine Auffassung resultiert in der Annahme, dass die fraglichen Bildungen ganz einfach spezielle Ausdifferenzierungen des Cytoplasmas sind, deren konzentrische Lagerung darauf beruht, dass sie Rückstände der während der Mitosen vorkommenden »Tranversalbahnen« sind.

Wie ersichtlich äussern sich die drei zitierten Autoren über die Befunde in den Epithelzellen der Membrana descemeti, und wir können daher in anbetracht dessen, dass diese Funde sicherlich vollkommen identisch mit den in den embryonalen Spinalganglienzellen gemachten sind, das Recht haben, die Anschauungsweise genannter Autoren direkt auf diese letzteren uns nun besonders interessierenden Zellen überzuführen; es entsteht also die Frage, welche Auffassung die richtige ist. Die Beantwortung derselben wird ohne Zweifel bedeutend erleichtert, wenn man nochmals den Blick zu den Funden wendet, welche in anderen Zellen gemacht worden sind und zwar, indem man nachsieht, wie sich die mit Osmiumsäure schwärzbaren Netze in anderen Zellen verhalten. Wir sehen dann, wie besonders in verschiedenartigen Epithelzellen [Holmgren (46), von Bergen (9)] die in den Zellen der Membrana descemeti und in embryonalen Spinalganglienzellen so augenfällige Lagebeziehung zwischen Netz

und Zentralkörperchen nicht vorkommt; die Zentralkörperchen liegen, wie bekannt, in diesen Zellen dicht an der freien Fläche der Zelle, während das Osmiumnetz die Partie nächst peripherisch von dem Kerne einnimmt. Es wäre jedoch voreilig aus derartigen Befunden die Schlussfolgerung zu leiten, dass die Lagebeziehung, welche diese Zellen nun vermissen, niemals existiert habe. In Wirklichkeit ist es sogar wahrscheinlich, dass eine solche, wenn auch nur in einem sehr frühen embryonalen Stadium vorhanden gewesen ist. Es ist nämlich, wie bekannt, Heidenhain und Cohn (36) gelungen, in den Epithelzellen der Urwirbel (bei jungen Vogelembryonen) direkt nachzuweisen, wie die Zentralkörperchen aus ihrer ursprünglichen Lage unmittelbar peripherisch vom Kerne in ihre wahrscheinlich »definitive Ruhelage« an der Zellenperipherie versetzt werden, und es dürfte unzweifelhaft sein, dass dieselbe Lageveränderung, wenn auch noch zeitiger, auch in anderen Epithelzellen vor sich geht. Also, die Zentralkörperchen liegen ursprünglich gerade an der Stelle, wo das Osmiumnetz auch später verbleibt, — sonach kann auch hier eine sehr augenfällige, wenn auch äusserst kurze Lagebeziehung konstatiert werden.

Indessen spricht, trotz dieser primären Beziehung, die Fähigkeit des Netzes fortzuleben und sich ersichtlich ganz unabhängig von den Zentralkörperchen zu entwickeln, doch mit Bestimmtheit dafür, dass dasselbe doch nicht so intim mit diesen zusammengehört, dass es als eine Ausdifferenzierung innerhalb der Sphäre aufgefasst werden kann, und wir gelangen sonach zur Vergewisserung, dass die Ballowitzsche Anschauungsweise nicht das Rechte trifft, sondern dass statt dessen Fürsts vorsichtigere Äusserung von »einer gewissen Verbindung mit der Sphäre« dem tatsächlichen Verhältnis besser entspricht; trotz der gesehenen Beziehung sind deutlicherweise die Zentralkörperchen mit ihrer Sphäre eine Sache und das Netz eine andere.

Wollen wir nun schliesslich auch zu bestimmen versuchen,

wie diese Beziehung zu stande kommt, so verhilft uns dabei unsere soeben ausgesprochene Auffassung von deren unzweifelhaft augenfälligeren Charakter bei jungen Embryonen zu einer Anschauungsweise, die im höchsten Grade mit der Heidenhainschen übereinstimmt. In Übereinstimmung mit ihm müssen wir uns nämlich sagen, dass die ursprüngliche Lage des Netzes als eine konzentrische Differentiation des Zellenprotoplasmas gerade ein Ausdruck für die Fähigkeit der Zentralkörperchen ist, während dieser frühen embryonalen Periode mit ihren zahlreichen mitotischen Teilungen einen starken mechanischen Einfluss auf das Cytoplasma auszuüben, ein Einfluss, dessen Resultat nachher während kürzerer oder längerer Zeit bemerkt werden kann. — Wir können aber sicher unsere Analyse über diese Frage noch weiter führen. Ebenso wie nämlich Heidenhain und Cohn (36) zu der Auffassung einer Ubiquität der Zentralkörperchen bei jungen Embryonen gelangt sind, so lehrt uns schon ein flüchtiger Blick auf Präparate von 4—5 Tage alten Embryonen, die mit der Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäure-Methode behandelt worden sind, dass osmiumgeschwärzte Netze so zahlreich vorkommen, dass man ganz gewiss berechtigt ist, von einer Ubiquität dieser Netze zu sprechen; besonders will ich hervorheben, wie schön sie als intensiv schwarzgefärbte und sehr gut abgegrenzte kleine Bälle an der Seite des Kernes in sämtlichen mesodermalen Zellen zu Tage treten[1]). Diese Ubiquität führt die Gedanken mit Notwendigkeit darauf hin, dass wir hier vor einer Bildung fundamentaler Bedeutung, einem allgemeinen Zellenorgan, stehen, wir werden genötigt, die Schlussfolgerung zu ziehen, dass sie schon als Keim in den frühesten Stadien des Embryos vorhanden ist, und wir werden dann schliesslich auch der Frage gegen-

[1]) Wie unvereinbar dieser Fund mit der Holmgrenschen Auffassung von Zellen „erster" und „zweiter" Ordnung ist, braucht wohl kaum besonders hervorgehoben zu werden.

über gestellt: muss es dann nicht auch in den germinalen Zellen eine ähnliche, ausdifferenzierte, sich um die Zentralkörperchen herum lagernde Substanz geben? Es wird sonach das Ziel fortgesetzter Untersuchungen, werden die Binnennetze bei der Spermato- und Ovogenese zu homolisieren.

Die gemachten Erfahrungen können wir nun folgendermafsen zusammenfassen:

1. Es gibt in den Spinalganglienzellen konstant eine von äusserst feinen, gleichdicken Fäden aufgebaute, netzförmig geordnete Ausdifferenzierung des Cytoplasmas, die die Fähigkeit besitzt, durch Wasser zu quellen und dadurch die Möglichkeit erhält mit Osmiumsäure geschwärzt zu werden

2. Irgend welche Variationen im Aussehen dieses Netzes, die als funktionelle Veränderungen gedeutet werden könnten, sind nicht beobachtet worden; die Bilder, die man früher als solche deuten zu können glaubte, beruhen ganz einfach auf einer unvollkommenen Technik.

3. Das gesehene Netz ist mit dem Fibrillennetze nicht identisch. Dagegen weist es während der ganzen embryonalen Zeit eine konstante und nicht zu verkennende Beziehung zu den Zentralkörperchen auf; jedoch ist diese nur eine Lagebeziehung; das Netz ist also keine »Sphärenstruktur« (Ballowitz), sondern eine vollkommen selbständige Bildung.

4. Über die intimere Natur und die Bedeutung dieses Netzes schweben wir noch im Unklaren, aber wir haben doch schon das Recht, die Meinung auszusprechen, dass wir hier einer Bildung von aller grösster Bedeutung — einem allgemeinen Zellenorgane — gegenüberstehen.

Wenn ich jetzt diese Untersuchung abschliesse, so geschieht dies keineswegs, weil ich glaube, die Analyse so weit geführt zu haben, wie sie sicherlich geführt werden kann; im Gegenteil habe ich mir schon eine Andeutung darüber erlaubt, wie ich mir die Fortsetzung derselben denke. Aber eine Fortsetzung würde uns über das Ziel schiessen lassen, das ich dieser Untersuchung gesetzt hatte: eine Studie über Spinalganglienzellen.

Ich habe jedoch schon jetzt gewagt, die allgemeine Schlussfolgerung zu ziehen, dass das »Binnennetz« eine Bildung fundamentaler Bedeutung — ein allgemeines Zellenorgan — ist, und ich habe damit den Weg eingeschlagen, der sich in letzter Zeit immer deutlicher markiert hat und neulich von Goldschmidt (28) noch weiter ausgebaut ist. Betreffend die Goldschmidtschen Thesen will ich doch sagen, dass trotz der grossen Beachtung, auf welche sie mit Recht Anspruch erheben können, sie doch in gewissen Punkten nicht das Richtige getroffen zu haben scheinen. Allerdings gedenke ich nicht eine Opposition gegen die Hauptthese Goldschmidts: »Jede tierische Zelle ist ihrem Wesen nach doppelkernig« zu richten, und ich gehe nun auch nicht näher auf seine Auffassung ein, dass »der somatische Kern« (= der »Chromidialapparat« = das Binnennetz) »vorherrschend Stoffwechselkern oder Bewegungskern« sein solle; meine nun vorgebrachte Untersuchung vermag nämlich, soweit ich es beurteilen kann, eine solche Annahme weder zu bestätigen, noch zu widerlegen. Es gibt aber noch etwas, das ich hier erwähnen will und zwar die Goldschmidtsche Ansicht über die »direkten Beziehungen«, welche der »somatische Kern« zu dem »propagatorischen Kerne« (= dem Kerne in gewöhnlicher Bemerkung) haben solle; doch fasse ich mich in aller Kürze, weil die Frage meiner Meinung nach noch zu wenig eruiert ist, um definitiv abgemacht zu werden. Es ist mir unmöglich, die Abbildungen, die Goldschmidt von gewissen Zellen von Ascaris gibt, für die Schluss-

folgerung beweisend zu finden, die er selbst daraus zieht, nämlich, dass »Chromidialfäden« in den Kern eindringen sollten, und dass man gleichfalls zuweilen ein Austreten aus dem Kerne von »chromatischen Körpern« beobachten könne, »die mit der Neubildung der Chromidien zusammenhängen«. Man könnte dann vielmehr den Befunden eine etwas grössere Beweiskraft beimessen, die Folke Henschen (38) in Eizellen von Helix pomatia gemacht hat und als »eine Auswanderung chromatischer Bestandteile aus dem Keimbläschen« gedeutet hat; ich glaube jedoch, dass auch die auf dieses Material gestützte Auffassung vor einer eingehenderen Kritik kaum zu Recht bestehen kann, da sie, soweit ich finden kann, sich eigentlich nur auf eine Gleichheit der Farbenreaktion zwischen den Chromosomen des Kernes und den fraglichen im Cytoplasma befindlichen Körnern stützt.

Wenn ich also der Ansicht sein muss, dass wir gegenwärtig Beobachtungen entbehren, die eine direktere Beweiskraft dafür besitzen, dass die unter dem gemeinsamen Namen: »Chromidialapparat« zusammengestellten Bildungen [1]) (wenigstens bei Metazoen) in einer intimeren Verbindung mit dem Zellenkerne stehen sollten, so kann ich anderseits nicht unterlassen zu finden, dass ich durch meine eigenen Untersuchungen über das Binnennetz der Spinalganglienzellen zu der wohl auch recht allgemein gehuldigten Ansicht gezwungen werde, dass die fraglichen Bildungen einen lediglich cytoplasmatischen Ursprung haben. Trotzdem wir nun mit verbesserter Methodik das Binnennetz bis hinab zu den Zellen der kleinen Ganglien bei jungen Embryonen ver-

[1]) Ich will nicht unterlassen auch zu betonen, dass ich keineswegs von der Richtigkeit der Homologisierung verschiedener Strukturen (Binnennetze, Mitochondria, ergastoplasmatische Bildungen) überzeugt bin, die Goldschmidt vorgenommen hat, sondern schliesse mich vollständig der Auffassung Meves' an, die verschiedenen Bildungen lieber auseinanderzuhalten, bis Beweise für deren Homologie erbracht worden sind.

folgen können, kann nämlich doch keine andere Beziehung zum Kerne als eine Lagebeziehung beobachtet werden, und man muss sich wohl sagen, dass, wenn eine derartige intimere Beziehung zu finden gewesen wäre, sie unserer Aufmerksamkeit nicht gänzlich hätte entgehen können.

Gleichwohl dürfte es, wie erwähnt, vorsichtiger sein, in dieser Hinsicht noch nicht zu viel zu behaupten, sondern das Resultat der sicherlich nicht ausbleibenden weiteren Untersuchungen über diese, für unsere Auffassung von dem Aufbau der Zelle so wichtigen Fragen abzuwarten. Hoffen wir bis dahin mit Golgi, dass, nachdem erweiterte Untersuchungen zu sicherem Wissen geführt haben, wir die verschiedenen Ansichten wiederfinden werden, »reunies dans le but commun vers lequel elles tendent«.

Literaturverzeichnis.

1. Albrecht, Über tropfige Entmischung von Zellen. Verh. d. anat. Ges. 1902.
2. Derselbe, Artefakte zur Cytologie. Ibidem.
3. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über die Kernmembran. Beiträge zur pathol. Anat. Bollinger-Festgabe. Wiesbaden 1903.
4. Ballowitz, Demonstrationsbericht. Verh. d. anat. Ges. 1898.
5. Derselbe, Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900.
6. Derselbe, Eine Bemerkung zu dem von Golgi und seinen Schülern beschriebenen „Apparato reticolaro interno" der Ganglien- und Drüsenzellen. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.
7. van Beneden et van Bambeke, Rapport. Acad. royale de Belgique. Bull. d. l. classe d. sciences. 1899, pag. 55—61.
8. Berg, Beiträge zur Theorie der Fixation mit besonderer Berücksichtigung des Zellkerns und seiner Eiweisskörper. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 62, 1903.
9. von Bergen, Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder („Netzapparate", „Saftkanälchen", „Trophospongien") im Protoplasma verschiedener Zellenarten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64, 1904.
10. Bethe, Einige Bemerkungen über die „intrazellulären Kanälchen" der Spinalganglienzellen und die Frage der Ganglienzellenfunktion. Anat. Anz., Bd. 17, 1900.
11. Derselbe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
12. Blum, „Formaldehyd" in Encyklop. d. mikr. Technik. 1903.
13. Bochanek, Ref. v. Gehuchten im Handb. d. pathol. Anat. d. Nervensystems. Berlin 1904.
14. Boveri, Beiträge zur Kenntnis der Nervenfasern. Abh. d. math.-phys Klasse d. k. bayr. Akad. d. Wiss., Bd. 15, 1886.
15. Buehler, Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 31, 1897.

16. de Buck et de Moor. Lésions des cellules nerveuses dans le tétanos experimental du cabaye. Acad. royal de Belgique. Bull. d. l. classe d. sciences 1899.

17. Cajal, Une methode simple pour la coloration élective du reticulum protoplasmatique et res résultats dans les divers centres nerveux. Bibl. anat., Bd. 14, 1905.

18. Chiò, Sur quelques particularités de structure de la fibre nerveuse myélinique soumise à l'action de l'acide osmique. Arch. ital. d. biol., Bd. 41, 1904.

19. Fischer. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena, 1899.

20 Derselbe Über Protoplasmastruktur. Arch. f. Entw.-Mechanik d. Org., Bd. 13, 1901.

21. Flemming, Über die Wirkung von Chromosmiumessigsäure auf Zellkerne. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.

22. Fürst. Ein Beitrag zur Kenntnis der Scheide der Nervenfasern. Morphol. Arb., Bd. 6, 1896.

23. Derselbe, Ringförmige Bildungen in Kopf- und Spinalganglienzellen bei Lachsembryonen. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.

24. Derselbe, Ringe, Ringreihen, Fäden und Knäuel in den Kopf- und Spinalganglienzellen bei Lachse. Anat. Hefte, Bd. 19. 1902.

25. Derselbe, Zur Kenntnis der Histogenese und des Wachstums der Retina. Lunds Universitets årskrift, Bd. 40, 1904.

26. Gad und Heymans, Über das Myelin, die myelinhaltigen und myelinlosen Nervenfasern. Arch. f. Anat. u. Phys. Physiol. Abt., Bd. 14, 1890.

27. van Gehuchten. Pathologische Anatomie der Nervenzellen. Handb. d. pathol. Anat. d. Nervensystems. Berlin 1904.

28. Goldschmidt, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 21. 1904.

29. Golgi, Sur la structure des cellules nerveuses. Arch. ital. d. biol., Bd. 30, 1898.

30. Derselbe. Sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Ibidem.

31. Derselbe, De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Arch. ital. d. biol., Bd. 31, 1899.

32. Derselbe, Intorno alla structura della cellulle nervose della corteccia cerebrale. Verh. d. anat. Ges., 1900.

33. Derselbe, Sur la structure des cellules nerveuses de la moelle epinière. Cinquantenaire de la soc. de biol. d. Paris, 1899.

34. Derselbe, Assoc. d. Anat. Lyon, 1901 (ref. Misch).

35. Heidenhain, Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus etc. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.

36. Heidenhain und Cohn, Über die Mikrozentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Zylinderzellen und ihr Verhältnis zum Spannungsgesetz. Morphol. Arb., Bd. 7, 1897.

37. Held, Über den Bau der Neuroglia etc. Abh. d. math.-phys. Klasse d. kgl. sächs Ges. d. Wiss., Bd. 28, 1903.

38. Henschen, Zur Struktur der Eizelle gewisser Crustaceen und Gastropoden. Anat. Anz., Bd. 24, 1903.

39. Holmgren, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von Lophius piscatorius Lin. Anat. Hefte, Bd. 12, 1899.

40. Derselbe, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. Anat. Anz., Bd. 16, 1899.

41. Derselbe, Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen. Ibidem

42. Derselbe, Weitere Mitteilungen über die „Saftkanälchen“ der Nervenzellen. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.

43. Derselbe, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. Anat. Hefte, Bd. 15, 1900.

44. Derselbe, Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. Anat. Hefte, Bd. 18, 1901.

45. Derselbe, Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle. Ergebn. v. Merkel-Bonnet, XI. Band (1901) 1902.

46. Derselbe, Weiteres über die Trophospongien verschiedener Drüsenzellen. Anat. Anz., Bd. 23, 1903.

47. Derselbe, Über die Trophospongien der Nervenzellen. Anat. Anz., Bd. 24, 1903.

48. Derselbe, Über die Trophospongien zentraler Nervenzellen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt., Bd. 28, 1904.

49. Derselbe, Beiträge zur Morphologie der Zelle. II. Verschiedene Zellarten. Anat. Hefte, Bd. 25, 1904.

50. Jaworowski, Ref. v. Bergen.

51. Kaiserling und Germer, Über den Einfluss der gebräuchlichen Konservierungs- und Fixationsmethoden auf die Grössenverhältnisse tierischer Zellen. Virchows Arch., Bd. 133, 1893.

52. v. Koelliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Auflage. Teil II. 1896.

53. Derselbe: Kurzer Bericht über den anatomischen Kongress zu Pavia 1900. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. N. F., Bd. 34, 1902.

54. Kolster, Über Zentralgebilde in Vorderhornzellen der Wirbeltiere. Anat. Hefte. Bd. 16, 1901.

55. Kopsch, Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittels Osmiumsäure. Sitz.-Ber. d. k. preuss. Akad. d. Wiss., phys.-math. Klasse, Bd. 40, 1902.

56. von Lenhossek, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46, 1895.

57. Marengi, Ref. Goldschmidt.

58. Misch, Das Binnennetz der spinalen Ganglienzellen bei verschiedenen Wirbeltieren. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 20, 1903.

59. Nelis, Un nouveau détail de structure du protoplasme des cellules nerveuses (état spirémateux du protoplasme). Acad. r. d. Belgique. Bull. d. classes d. sciences 1899.

60. Pertik, Untersuchungen über Nervenfasern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 19. 1881.

61. Pewsner-Neufeld, Über die Saftkanälchen in den Ganglienzellen des Rückenmarks und ihre Beziehungen zum pericellulären Saftlückensystem. Anat. Anz., Bd. 23, 1903.

62. Prenant, Bouin et Maillard, Traité d'histologie. Paris 1904.

63. Rawitz, Über den Einfluss der Osmiumsäure auf die Erhaltung der Kernstruktur. Anat. Anz., Bd. 10, 1895.

64. Retzius, Weiteres zur Frage von den freien Nervenendigungen und anderen Strukturverhältnissen in den Spinalganglien. Biol. Unters. N. F., Bd. 9, 1900.

65. Schultze und Rudneff, Weitere Mitteilungen über die Einwirkung der Überosmiumsäure auf tierische Gewebe. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1, 1865.

66. Sjöbring, Über das Formol als Fixierungsflüssigkeit. Anat. Anz., Bd. 17. 1900.

67. Sjövall, Über die Spinalganglienzellen des Igels. Anat. Hefte, Bd. 18, 1901.

68. Derselbe. Die Nervenzellenveränderungen bei Tetanus und ihre Bedeutung. Jahrb. f. Psych. u. Neurol., Bd. 23, 1903.

69 Smirnow, Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59, 1901.

70. Soukhanoff, Sur le réseau endocelluläre de Golgi dans les éléments nerveux du Ganglion de Gasser. Arch. russ. de Path., Méd. clin. et Bact., 1902.
71. Derseibe, Sur le réseau endocelluläre de Golgi dans les éléments nerveux de l'ecorce cérébrale. La Névraxe, Bd. 4, 1902.
72. Derselbe, Réseau endocelluläre de Golgi dans les cellules nerveuses de la moelle epinière. Revue neurol. 1902.
73. Derselbe, Sur le réseau endocellulaire de Golgi etc. Journ. de Neurol., 1902.
74. Derselbe, On the intracellular network of Golgi of the nervous elements of the spinal cord in the adult superior vertebrate. Journ. of mental pathol., Bd. 5, 1903.
75. Spalteholz, Mikroskopie und Mikrochemie. Leipzig 1904.
76. Studnicka, Über das Vorkommen von Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen und in dem Axenzylinder einiger Nervenfasern der Wirbeltiere. Anat. Anz., Bd. 16, 1899.
77. Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. Sitz.-Ber. d. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag, 1900
78. Tellyesniczky, Fixation im Lichte neuerer Forschungen. Ergebn. von Merkel-Bonnet, Bd. 11 (1901) 1902.
79. Derselbe, „Fixation" in Encycl. d. mikr. Technik, 1903.
80. Totsuka, Über die Centrophormien in dem Descemetschen Epithel des Rindes. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 19, 1902.
81. Veratti, Siehe Golgi, Cinquantenaire de la soc. de biol. de Paris, 1899.

Figuren-Erklärung.

Die Figuren sind sämtlich bei 160 mm Länge des Tubus eines Zeiss-Mikroskopes angefertigt; Fig. 11 mit Obj. D D., Comp. Oc. 12 (Vergr. 660 mal); alle übrigen Figuren mit Apochrom. Obj. 2 mm, Hom. Jmm, Comp. Oc. 6 (Vergr. 750) gezeichnet. Abbes Camera. Projektion auf Objekttischhöhe.

Fig. 1—6. Spinalganglienzellen von Huhn, die Variationen im Aussehen des Binnennetzes zeigend, die man durch Einwirkung der Kopschschen Methode erhält.

Fig. 1. Diffuse Körnchen mit hier und da beginnender Anordnung in Körnchenreihen.

Fig. 2. Ausgeprägte Anordnung in Körnchenreihen.

Fig. 3. Netz mit feinen, gleichdicken Fäden.

Fig. 4. Tropfenverdichtungen in noch ziemlich wohl erhaltenem Netze.

Fig. 5. Gröbere Tropfen; die Netzanordnung im Zerfall.

Fig. 6. Diffuse, plumpe Tropfen.

Fig. 7—8. Teile eines und desselben Schnittes eines Spinalganglions von Huhn, den Unterschied zwischen den peripherischen und zentralen Teilen des Ganglions nach Behandlung mit der Kopschschen Methode zeigend.

Fig. 7. Stelle an der Peripherie des Ganglions mit ungefärbten Zellen und ebenen, homogen gefärbten Markscheiden.

Fig. 8. Stelle, zentral im Ganglion gelegen; in der Zelle ist das Binnennetz gefärbt; die die Zellen umgebenden Markscheiden sind körnig.

Fig. 9. Spinalganglienzelle von Huhn; Kopsch' Methode. In den Kapselzellen zahlreiche osmiumgeschwärzte Körnchen.

Fig. 10. Zellen und eine Markscheide eines Spinalganglions von Huhn nach primärer Wassereinwirkung (1 Tag in Zimmertemperatur) und nachfolgender Behandlung mit der Kopschschen Methode. Die Zellen zeigen

schwarzgefärbte, freiliegende Ringe von oft recht grossem Durchmesser; die Markscheide zeigt netzförmige Aufteilung des Nervenmarkes (das Lantermannsche Netz).

Fig. 11. Zwei Spinalganglienzellen von Huhn; Golgi-Verattis Methode. Zelle links zeigt eine gefärbte Kapselzelle, und die gefärbten Netzteile der Ganglienzelle drängen sich in unmittelbare Nähe dieser Kapselzelle vor; hier gibt es sonach keine bestimmte, peripherische, von Netzteilen freie Zone der Ganglienzelle. In der Zelle rechts ist diese Zone dagegen schön ausgesprochen.

Fig. 12. Epithelzellen der Membrana descemeti eines erwachsenen Kaninchens. Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäuremethode. Die „Centroformien" osmiumgeschwärzt.

Fig. 13. Spinalganglienzellen von Huhn. Kopsch' Methode. Keine Auswässerung der Ganglien nach der Osmierung. Die Zellen zeigen lichte Züge mit der Lokalisation des Binnennetzes (v. Bergens „Kanälchen des Typus I").

Fig. 14—15. Dasselbe. Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäuremethode.

Fig. 14. Einwirkung von 40 %-igem (unverdünntem) Formaldehyd in Zimmertemperatur während 4 Tage. Zahlreiche „Kanälchen des Typus II" (v. Bergen). Das Binnennetz ungefärbt.

Fig. 15. Gleiche Einwirkung, aber 20 %-iges Formaldehyd. Sowohl Färbung des Binnennetzes wie Auftreten einiger „Kanälchen des Typus II", gleichwohl nicht so zahlreich wie in Fig. 14; keine Lagebeziehung zwischen den beiden Bildungen.

Fig. 16. Dasselbe. Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäuremethode. Kurzdauernde Osmierung (4 Tage 23° C.). Die Zellen zeigen beginnende Färbung des Binnennetzes, sowie mit den Fäden desselben übereinstimmende lichte Züge. („Kanälchen des Typus I.")

Fig. 17—19. Dasselbe. Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäuremethode. Demonstriert die Verschiedenheit im Bilde nach verschieden langer Osmierung.

Fig. 17. Die ersten feinen Andeutungen zum Netze (nach Osmierung 4 Tage, 23° C.; keine Auswässerung nach der Osmierung).

Fig. 18. Das gewöhnliche Aussehen der Spinalganglienzellen vom erwachsenen Huhn nach Behandlung mit 10 %-igem Formaldehyd, Kälte, 8 Stunden — Wasser 1 St. — 2 % OsO_4, 35° C. 2 Tage.

Fig. 19. Lange dauernde Osmierung (17 Tage 23° C.), das Binnennetz bedeutend gequollen (vergl. Golgi-Bilder Fig. 11).

Fig. 20—21. Schnittteile von Spinalganglien eines Hühnchenembryos von 13 Tagen.

Fig. 20. Fixierung mit Perenyis Flüssigkeit. Färbung mit Eisenhämatoxylin-Erythrosin. Die Zellen bei etwas verschiedener Einstellung gezeichnet, um die im Schnitte vorkommenden Zentralkörperchen zu demonstrieren. Man beobachtet den zentralen, erythrosingefärbten Ball im Zellenplasma von einem Kranze von Tigroidschollen umgeben

Fig. 21. Behandlung mit Kopsch-Methode. Man sieht die helle peripherische Zone des Zellenplasmas (der Lage der Tigroidschollen entsprechend) und den zentralen Ball, welch letzterer jetzt dunkler gefärbt ist als die Zellenperipherie und eine mehr oder weniger hervortretende noch dunklere Ausdifferenzierung zeigt.

Fig. 22. Spinalganglienzellen eines 9 Tage alten Hühnchenembryos. Modifizierte Kolstersche Zentralkörperchenfärbungs-Methode.

Fig. 23. Spinalganglienzellen eines 5 Tage alten Hühnerembryos. Perenyis Flüssigkeit; Eisenhämatoxylin.

Fig. 24. Schnittteil eines Spinalganglions von einem 5 Tage alten Hühnchenembryo. Formaldehyd-Wasser-Osmiumsäuremethode. Neben dem hellen Kerne der Ganglienzellen nimmt man denselben dunkelgefärbten Ball war, wie bei älteren Embryonen.

Fig. 25. Schnittteil eines Spinalganglions. Embryo von 16 Tagen. Kopsch' Methode. Man beobachtet dasselbe wie in Fig. 21.

SPINA BIFIDA CERVICALIS ET LUMBALIS

MIT

DIASTEMATOMYELIE

UND

AUSGEDEHNTEN ATYPISCHEN KNORPEL-(KNOCHEN)BILDUNGEN.

VON

J. VOIGT,
GÖTTINGEN.

Mit 14 Abbildungen im Text.

Über die verschiedenen Formen von Spina bifida und ihre Struktur bei neugeborenen und älteren Individuen liegt bereits eine recht bedeutende Zahl von Beobachtungen vor. Dagegen sind erst äusserst wenig Untersuchungen über diesen Punkt an menschlichen Embryonen veröffentlicht. Es erklärt sich dies ohne weiteres daraus, dass bei Aborten in den ersten Monaten die Frucht fast immer verloren geht. Dieselbe zerfällt entweder bei intakter Eiblase sehr bald mehr oder weniger, oder sie geht durch einen Riss der Eihüllen unbemerkt ab. So ist es denn als ein besonders glücklicher Zufall zu bezeichnen, wenn bei einer der wenigen einigermassen gut erhaltenen Früchte der ersten Monate, welche zu wissenschaftlicher Verarbeitung gelangen, sich eine derartige Missbildung findet, deren Studium für das Verständnis der späteren Verhältnisse besonders wichtig erscheint.

Das Ei, welches das Material zu der vorliegenden Untersuchung geliefert hat, stammt von einer Fehlgeburt, welche ziemlich genau acht Wochen nach der letzten Menstruation eintrat. Das Ei wurde ca. 54 Stunden nach Beginn der ersten Blutungen in toto ausgestossen. Dasselbe mass 58 mm in der Länge, 52 in der Breite und 36 in der Höhe. Nachdem es möglichst schnell zum Fixieren in eine 10 % Formalinlösung gebracht worden, wurde die Eiblase vorsichtig mit einem Scherenschnitt eröffnet.

Die Besichtigung des fixierten Präparates liess an den Eihäuten keinerlei Besonderheiten erkennen. In der Eihöhle befand sich ein anscheinend gut erhaltener Fötus von einer Steissscheitellänge von knapp 18 mm. Die Frucht war frei an der Nabelschnur beweglich, irgendwelche Verbindung mit den Eihäuten durch amniotische Bänder bestand nicht. Bei genauerer Betrachtung liess sich in der Lendengegend, gerade über der Wirbelsäule ein längsverlaufender Spaltraum von ca. 2 mm Länge erkennen. Ausserdem aber bemerkte man in der Nackengegend eine kleine knollige Auftreibung, welche anscheinend mit einer seichten, weiter abwärts ziehenden Furche in Verbindung stand.

Diese, allerdings nur oberflächliche Musterung liess den Fötus einer genauen mikroskopischen Untersuchung wert erscheinen. Es wurde deshalb mit Rücksicht auf die Zartheit des Präparates von jedem weiteren Manipulieren zum Zweck makroskopischer Betrachtung Abstand genommen und der Fötus nach Durchfärben mit Alaunkarmin vorsichtig in steigendem Alkohol gehärtet, in Paraffin eingebettet und in eine lückenlose Serie von 10 μ dicken Schnitten zerlegt. Schon die erste flüchtige Durchsicht der Schnittserie bestätigte die Vermutung, dass es sich hier um eine Spina bifida handle, und liess erkennen, dass noch besondere Abweichungen von der Norm in dem Bau dieser Missbildung vorhanden seien. Zugleich bemerkte man aber auch, dass bei dem äusserlich anscheinend tadellos erhaltenen Embryo bereits einzelne postmortale Veränderungen eingetreten waren. So hatte sich z. B. im Darm die Mukosa fast überall von ihrer Unterlage abgelöst und liegt als ein mehrfach gefälteltes Gebilde in seinem Lumen. Aber auch das Rückenmark und Gehirn zeigt stellenweise Veränderungen, welche entweder durch postmortalen Zerfall in seinen Anfangsstadien, oder durch die pathologischen Verhältnisse selbst bedingt worden sein können; vielleicht handelt es sich auch um

eine Kombination von beiden Prozessen. Obgleich hierdurch die Deutung der mikroskopischen Bilder an einzelnen Punkten erschwert wird, ist doch ein genaues Studieren derselben möglich und aussichtsvoll, besonders da die für die Erkennung der Knorpelwucherungen wichtigen Gewebe, Knorpel und Perichondrium, deutlich zu erkennen und zu unterscheiden sind.

In den Schnitten der ersten drei Objektträger (mit 138 Schnitten) sieht man nur die unteren Extremitäten getroffen, zuletzt das Gewebe des Beckenendes. Dabei ist zu bemerken, dass infolge einer seitlichen (skoliotischen) Verkrümmung des Fötus die Schnittrichtung hier leider nicht genau senkrecht zu der Längsache der Frucht verläuft, sondern von rechts nach links zu etwas ansteigt. Es sind deshalb die symmetrischen Teile nicht gleichmässig in ein und demselben Schnitt getroffen. In dem ersten Schnitt auf Platte IV (1) erkennt man in dem Gewebe des Beckenendes nahe der epithelbedeckten Rückenfläche einen länglichrunden Zellhaufen; die intensiv gefärbten Kerne scheinen ziemlich dicht aneinander gedrängt. Bereits im vierten Schnitt zeigt sich etwas rechts von der Mitte dieses Gebildes ein kleines rundliches Lumen, welches durch eine Lage flacher Zellen umgrenzt ist und frei im Innern einige zusammengeballte Zellen mit intensiv gefärbten Kernen enthält; dieselben stellen den Rest der Chorda dorsalis (C) dar. Vom sechsten Schnitt an erkennt man in der erst erwähnten Zellmasse eine Trennung in hellere und dunklere Abschnitte, welche durch das Auftreten von grossen, protoplasmareichen Knorpelzellen bedingt wird, deren Masse sich deutlich gegen die kleineren, protoplasmaärmeren, und deshalb in der Gesamtheit dunkler erscheinenden Elemente des Perichondriums abheben. Zugleich finden wir dorsalwärts und etwas nach links davon einen eigentümlichen, nach der Ventralseite zu konkaven Spaltraum, welcher hier, wie in allen späteren Schnitten durch eine Lage flacher Zellen mit länglich erscheinenden Kernen begrenzt wird. In

den folgenden Schnitten nimmt dieses Lumen eine querovale Form an; von der Kreuzbeinanlage wird dasselbe durch mehrere Reihen länglicher, quergestellter Bindegewebszellen getrennt. — Bereits in den nächsten Schnitten erkennt man auf der ventralen Seite dieses Kanales eine flächenartige Ansammlung von ganz intensiv gefärbten Kernen, welche, nur von ganz dürftigen Protoplasmakörpern umgeben, in mehrfacher Schicht aneinandergelagert sind. In den folgenden Schnitten finden wir diese Zellmasse immer mehr nach der Mitte des Kanales (späterer Wirbelkanal) hin, und vom 24. Schnitte an erscheint dieselbe als wohlcharakterisiertes Rückenmark (M). Bereits von Nr. 17 an[1]) erkennt man, den Wirbelanlagen entsprechend Ausläufer des Perichondriums nach rechts und links, welche, im Gefüge immer lockerer werdend, sich schliesslich in dem umgebenden Bindegewebe verlieren.

Von gewissem Interesse dürfte Nr. 27 sein, weil wir hier den ersten Anfängen der Bildungsanomalien begegnen. Auf der linken Seite ist die untere Extremität derart getroffen, dass die knorpelige Anlage der Tibia und Fibula zu sehen sind, während am Oberschenkel nur die der Beugeseite entsprechenden Weichteile im Schnitt die Verbindung jener mit dem Rumpfe herstellen. Dementsprechend ist auch auf dieser Seite noch nichts von der Anlage des Beckens zu sehen. Rechts ist von dem aufsteigenden Schnitte nur der Oberschenkel getroffen, und man erkennt die obere und untere Epiphyse sowie den Kopf des Femur. Das knorpelige Kreuzbein ist deutlich gegen seine Umgebung abgegrenzt und lässt Perichondrium und Knorpelgewebe erkennen. Dorsalwärts davon sieht man einen fast quergestellten ovalen, allseitig scharf umgrenzten Hohlraum, in welchem das Rückenmark liegt. Das Rückenmark hat einen elliptischen

[1]) Die Nummerierung der Schnitte beginnt bei dem ersten für die Arbeit wichtigen Punkt (thatsächlich dem 139. Schnitt), zur Vereinfachung werden die Schnitte nur mit Nr. x bezeichnet.

Querschnitt, steht aber auffallenderweise mit seinem grössten Durchmesser weder sagittal noch frontal, sondern bildet mit der Sagittalebene einen Winkel von ca. 70 Grad. Im Innern zeigt es, seinem grössten Durchmesser entsprechend, einen länglichen, an beiden Enden erweiterten Hohlraum, welcher von dichtgestellten kubischen Zellen, Ependym (Ee) begrenzt wird. Das von dem Wirbelkanal dorsalwärts gelegene Gewebe zeigt keine Veränderungen; das Epithel bedeckt gleichmässig die ganze Oberfläche des Körpers.

Während die sieben folgenden Schnitte im Wesentlichen das gleiche Bild zeigen, finden wir in Nr. 35 den Zentralkanal an seinem dorsalen Ende geöffnet und in freier Verbindung mit dem das Rückenmark umgebenden Hohlraum (Wirbelkanal). In Nr. 36 erkennt man, dass an der Körperoberfläche dorsalwärts und etwas nach rechts von der Mitte das Epithel fehlt, und findet eine geringe, nach diesem Punkt hin gerichtete Ausbuchtung des Wirbelkanals, welche im 38. Schnitte sich bereits zu einer Kommunikation mit der Körperoberfläche entwickelt hat. Dadurch erscheint der Wirbelkanal in eine nach dem Rücken zu offene Rinne verwandelt, welche wir durch die nächsten 105 Schnitte verfolgen können.

Das Bild, welches sich uns jetzt zeigt und in einer beträchtlichen Zahl der folgenden Schnitte im Wesentlichen das gleiche bleibt, ist in den uns interessierenden Teilen in Fig. I halbschematisch dargestellt.

Die Lage des der Zeichnung zu Grunde liegenden 50. Schnittes im Körper des Fötus sei durch folgende Angaben bestimmt: Auf der linken Seite ist die knorpelige Anlage der unteren Hüftbeinpartie getroffen, während dasselbe rechts in der Höhe des Acetabulum durchschnitten ist. Im Abdomen sieht man ein kleines Stück Lebergewebe, daneben zahlreiche Darmschlingen, von denen mehrere in einen grossen Nabelschnurbruch hineinragen. — Die Anlage der Wirbelsäule (W) mit

dem Rest der Chorda dorsalis (C) zeigt gegen die tieferen, bereits oben beschriebenen Partien keine wesentlichen Abweichungen; zu bemerken ist jedoch, dass in den perichondralen (Pc) seitlichen Ausläufern sich links zwei, rechts drei kleine Knorpelkerne finden. Der Wirbelkanal mündet in schräger Richtung etwas rechts von der Mitte frei auf der Rückenfläche des Fötus; die Weite der Kommunikationsöffnung entspricht, abgesehen von den ersten Schnitten, dem Querdurchmesser des Wirbelkanales, so dass sich dieser in gleichmässiger Breite bis



Fig. I.
W Wirbelkörper. C Chordarest. Kn Knorpel. Pc Perichondrium. M Rückenmark. Ee Ependym. S Spinalganglion.

zur Körperoberfläche erstreckt. Das auskleidende Endothel ist durchweg gut erhalten und geht stellenweise direkt in das Epithel der Rückenfläche über. Zu beiden Seiten der Rückenspalte erkennt man je eine rundliche Anhäufung von Zellen mit intensiv gefärbten Kernen (S); dieselben zeigten sich bereits in den letzten der vorhergehenden Schnitte und lassen sich mit Unterbrechungen bis zum Halsmark verfolgen, so dass sie wohl als Spinalganglien zu deuten sind. Das Rückenmark (M) ist in der Weise verschoben, dass der rinnenförmige Zentralkanal der Richtung des Wirbelkanales entsprechend verläuft, in die Rücken-

spalte mündet und mit seinen freien Rändern die Körperoberfläche überragt. Die Struktur des Rückenmarkes, sowie die Ependymauskleidung des Zentralkanales sind deutlich zu erkennen. Verfolgt man die Serie weiter, so sieht man die Wirbelrinne immer flacher werden, so dass ein immer grösserer Teil des Rückenmarkes über die Körperoberfläche emporragt. — Ausser den durch das Fortschreiten der Schnittserie bedingten, lassen die folgenden 33 Schnitte keine wesentlichen Veränderungen erkennen. Von Nr. 84 an sieht man durch 28 Schnitte sich jederseits einen, anscheinend vom Rückenmark ausgehenden Gewebsstreifen nach der Wirbelsäule hin erstrecken; dieselben sind ihrer Struktur nach offenbar nervöser Natur und treten jeder mit dem Spinalganglion seiner Seite in Verbindung. Von Nr. 93—101 finden wir die Spinalganglien nicht mehr, wie bisher, jederseits dicht am Rande der Rinne gelagert, sondern ventralwärts verschoben und auseinandergerückt. Die Nervenbahnen nehmen dementsprechend hier einen anderen Verlauf, als sonst; von dem Ganglion aus ziehen sie zunächst einander ziemlich parallel zur Rückenfläche des Fötus, biegen dann beiderseits nach innen zu um und lassen sich nun ventralwärts bis seitlich von der Wirbelanlage verfolgen. Auf der linken Seite tritt der Nerv noch mit einem kleinen versprengten Ganglion in Verbindung, welches dorsalwärts von dem Wirbelkörper liegt.

Die nun folgenden Schnitte zeigen ein wesentlich anderes Bild; ihre Lage im Körper ist dadurch gekennzeichnet, dass in ihnen die Abdominalhöhle vollständig durch Leber ausgefüllt erscheint und nur seitlich und ventralwärts von der Wirbelsäulenanlage Nieren und Nebennieren zu erkennen sind. Seitlich von den Wirbelkörpern findet sich jederseits ein kleiner Knorpelkern im Perichondrium. Das in dem noch immer geöffneten Wirbelkanale gelegene Rückenmark ist hier leider wenig gut erhalten, so dass von seiner Struktur keine ganz klaren Bilder zu gewinnen sind, zum Teil aber scheinen diese Veränderungen auch

dadurch bedingt zu sein, dass dies Organ hier in seiner Form von der Norm abweicht. In der Rückenfurche, welche hier bereits wieder tiefer geworden ist (cf. Fig. II), liegt eine auffallend breite Rückenmarksmasse, welche aus zwei miteinander zusammenhängenden Abschnitten (M und M_1) zu bestehen scheint. In dem linken (M) erkennt man deutlich einen geschlossenen spaltförmigen Zentralkanal, welcher von intensiv



Fig. II.

Vorübergehende Zweiteilung des Rückenmarks.

W Wirbelkörper. C Chordarest. Kn Knorpel. Pc Perichondrium. M Rückenmark. M_1 daneben liegender zweiter Rückenmarkstrang, welcher bald mit M verschmilzt. S Spinalganglion. S_1 seitwärts verschobenes Spinalganglion. R neugebildete Rinne. Ee Ependym.

gefärbten Ependymzellen (Ee) ausgekleidet ist. Aber auch an dem rechts liegenden Teil (M_1) findet sich eine ebenso abgegrenzte, tiefe, dorsalwärts geöffnete Rinne, welche ganz den Eindruck macht, als sei sie ebenfalls aus einem Zentralkanal hervorgegangen. In Nr. 134 wird diese Annahme gerechtfertigt, denn die rechts gelegene Rinne hat sich geschlossen und mit dem linken Zentralkanal zu einem Lumen von sichelförmiger Ge-

stalt vereinigt, welches ziemlich genau senkrecht zur Sagittalebene steht. In den folgenden Schnitten streckt sich das Lumen zu einem quer verlaufenden Spalt und liegt als solcher in der Mitte des Rückenmarkes, welches allmählich an Masse abnimmt, bis es wieder dieselben Dimensionen erreicht hat, wie vorher.

Bereits in Nr. 101 konnte man rechts neben der Rückenspalte eine seichte Rinne erkennen, deren Boden von länglichen bindegewebigen Elementen gebildet wird, während das Epithel an ihrem rechten Rande unter Bildung eines kleinen Wulstes plötzlich aufhört. Beim Weiterverfolgen der Serie sieht man, dass diese Rinne (R) (Fig. II) allmählich tiefer wird, und erkennt, dass das rechtsseitige Ganglion spinale, welches bereits seit Nr. 94 sich von der Seite des Wirbelkanales entfernt hat, jetzt rechts von der neugebildeten Rinne seinen Platz gefunden hat (S_1 I.). Ausserdem beobachtet man in dem, der Zeichnung zu Grunde liegenden Schnitte Nr. 125 zuerst einen zarten Ausläufer der Wirbelsäulenanlage, welcher in Form eines Dornes dorsalwärts weit in das Gewebe vordringt und bis Nr. 131 zu verfolgen ist.

In Nr. 144 ist die links gelegene, grosse Rinne wieder zu einem Rohr geschlossen und fasst in sich das Rückenmark, welches bereits einige Schnitte zuvor seine normale Gestalt angenommen hat, aber noch immer mit seinem Zentralkanal senkrecht zur Sagittalebene gestellt ist. Zur Bestimmung der Stelle des Fötalkörpers, welcher diese Schnitte entstammen, genüge die Angabe, dass in ihnen die Leibeshöhle fast vollständig von der Leber ausgefüllt erscheint, dass daneben die Nieren- und Nebennierenanlage sowie der Pylorusteil des Magens zu sehen sind, ausserdem aber auf der rechten Seite die beiden untersten Rippen schräggeschnitten im Bilde zu sehen sind. Bereits in Nr. 152 beginnt aufs neue eine Veränderung an der Rückenfläche des Fötus, welche sich schon allmählich vorbereitet hatte. Das Gewebe, welches nach links hin an die Begrenzung des

„Wirbelkanales“ sich anschliesst, nimmt immer mehr an Mächtigkeit zu, und es bildet sich in der Mittellinie des Rückens ein stark prominierender Wulst. In demselben liegt, auf der rechten Seite von der Oberfläche nur durch eine dünne Gewebslage getrennt, das Rückenmark. Es ist augenscheinlich, dass sich hier wieder eine Kommunikation des Wirbelkanales mit der Körperoberfläche vorbereitet; in Nr. 201 ist

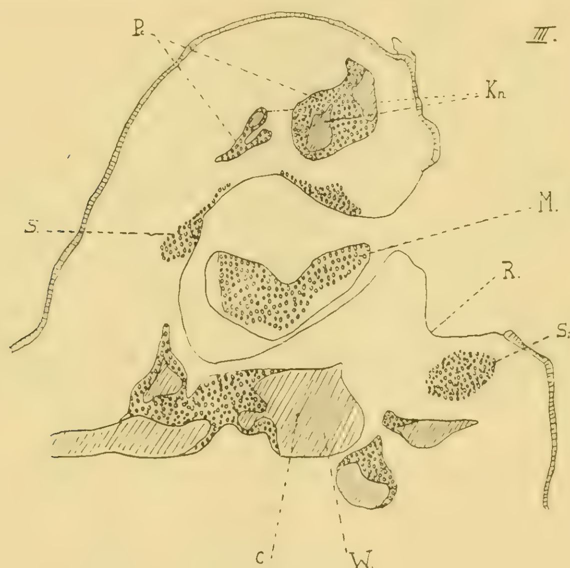


Fig. III.
Erstes Auftreten von atypischen Knorpelgebilden.
Bezeichnung wie in Fig. II.

die dünne Bindegewebsschicht nebst ihrem Epithelbelag verschwunden und ein nach rechts seitlich gerichteter Spalt verbindet den Wirbelkanal mit der Aussenwelt. Dementsprechend verändert auch das Rückenmark seine Gestalt wieder, indem der Zentralkanal sich auf der rechten Seite öffnet, und nimmt mehr und mehr die Form einer flachen Rinne an (cf. Fig. III). Als solche erhält es sich zunächst auch noch, nachdem in Nr. 222 der Wirbelkanal sich wieder geschlossen hat.

Bereits in den letzten Schnitten erschien der Wirbelkanal in dem Rückenwulst mehr central gelegen, jetzt aber rückt er noch mehr nach links hinüber, während die bereits beschriebene zweite Rinne (R) sich in der Richtung auf die Wirbelkörper zu immer mehr vertieft. In Nr. 223 begegnen wir in dieser rechts gelegenen Rinne einer Ansammlung von kleinen Zellen mit



Fig. IV.

Auftreten eines zweiten, dauernd vom ersten getrennt verlaufenden Rückenmarkstranges. W Wirbelkörper. C Chordarest. Kn Knorpel. Pc Perichondrium. M_1 ursprüngliche, durch den ganzen Rumpf ziehende Rückenmarktanlage. Fortsetzung von M in Fig. I—III. M_2 neu auftretender, in der Rinne R verlaufender Rückenmarkstrang. S Spinalganglion. S_1 seitwärts verlagertes Spinalganglion. Ee Ependym.

intensiv gefärbten Kernen, welche zu der Oberfläche in keiner Beziehung zu stehen scheinen. Schon in den nächsten Schnitten erkennt man, dass es sich hier um eine zweite Rückenmarksanlage handelt, welche ebenfalls zunächst in der Form einer Rinne erscheint (cf. Fig. IV, M_2).

Diese nimmt immer mehr an Masse zu und hat die erste, jetzt links gelegene (M_1) bald an Grösse erreicht. Zugleich wird

die anfangs flache Rinne tiefer, und der neue Rückenmarksstrang sinkt immer weiter unter das Niveau der Körperoberfläche, während sich die Ränder der Rinne einander immer mehr nähern und in Nr. 243 zu einem Rohr schliessen (cf. Fig. IV, V und VI). Zur Orientierung über die Lage dieser Schnitte im Körper sei bemerkt, dass in Nr. 243 die oberen Extremitäten, sowie Herz und Lungen getroffen sind.

Bevor wir in der Betrachtung der Schnittserie fortfahren, müssen wir noch einmal zu Nr. 152 zurückkehren, wo wir den ersten Spuren eines sehr auffallenden Gebildes begegnen, welches zu den Rückenmarkssträngen (M_1 und M_2) in nähere Beziehung treten wird. Es findet sich nämlich von diesem Schnitt an eine Reihe von merkwürdigen, durchaus atypischen Knorpelgebilden, deren Form, Grösse und Zusammenhang eine besondere Betrachtung verdienen.

In der hier links vom „Wirbelkanale" gelegenen Gewebsmasse finden wir eine längliche Anhäufung von dichtgedrängten Zellen mit intensiv gefärbten Kernen, welche späterhin als Perichondrium bestimmt werden konnten. Dieses Gebilde bedingt augenscheinlich auch die stärkere Entwickelung der linken Rückenseite gegenüber der rechten. In den folgenden 11 Schnitten nimmt diese Zellmasse nur an Umfang und Dichte zu, bis dann in Nr. 162 in der Mitte ein länglich-runder Knorpelkern auftritt, welcher in Nr. 178 seine grösste Ausdehnung erreicht. Derselbe verläuft hier im Bindegewebe zwischen dem Körperepithel und dem linken Rande des Wirbelkanals, dem letzteren sich in einer leichten Biegung anschmiegend, und seine Länge entspricht ungefähr dem Durchmesser des Wirbelkanales. Von Nr. 178 an nimmt der Knorpel wieder an Grösse ab und verschwindet in Nr. 185; das Perichondrinm ist nur noch in Nr. 186 zu erkennen, ist hier also wesentlich schwächer als auf der anderen Seite.

In Nr. 204 finden wir in dem dorsalwärts vom Rückenmark gelegenen Gewebswulst eine ähnliche Knorpelbildung, welche den äussersten Punkt eines sehr ausgedehnten und vielfach verzweigten Gebildes darstellt. Zunächst hat dieselbe, nur aus perichondralen Elementen bestehend, eine länglichrunde Form; im Inneren entwickelt sich dann weiterhin ein Knorpelkern, welcher bald die Form eines nach links geöffneten Halbmondes

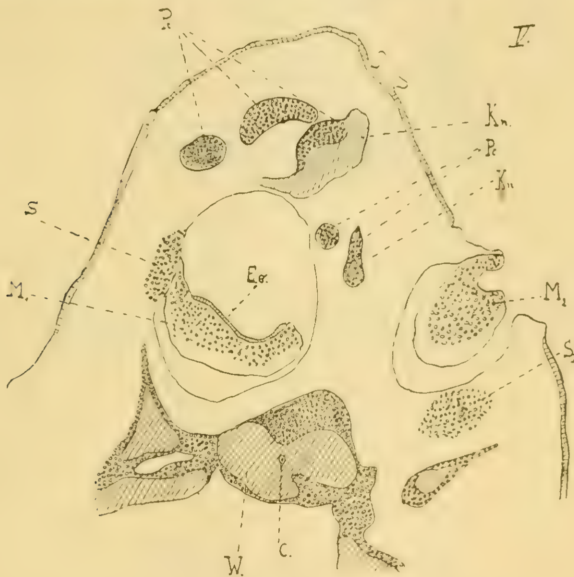


Fig. V.
Bezeichnung wie bei Fig. IV.

annimmt. Ein links daneben in Nr. 220 neu auftretender kleiner Streifen von Perichondrium mit einem kleinen Knorpelkern (cf. Fig. III) tritt in Form einer Zunge wenige Schnitte weiter mit dem ersten in Verbindung, so dass dadurch ein hakenförmiges Gebilde zustande kommt (cf. Fig. IV). Während diese Zunge sich bald wieder in mehrere Abschnitte teilt, tritt zwischen den beiden Medullarsträngen ein kleiner Keil aus Perichondrium nebst kleinem Knorpelkern auf (Fig. V), mit dorsalwärts ge-

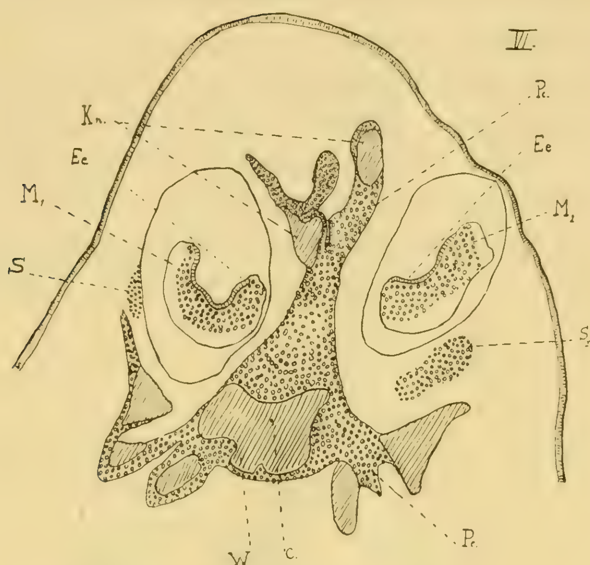


Fig. VI.

Weitere Ausbildung der Knorpelwucherungen zu einem die Rückenmarkstränge trennenden Septum. Bezeichnung wie bei Fig. IV.

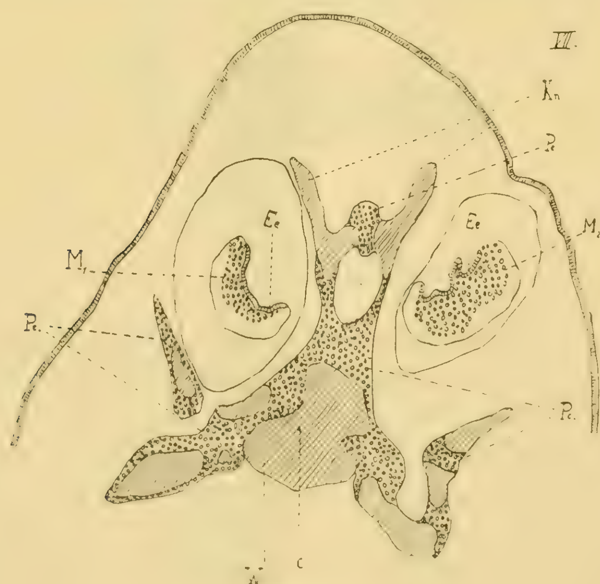


Fig. VII.

Weitere Umgestaltung der Knorpelwucherung. Bezeichnung wie in Fig. IV. K neu auftretender mit den Wirbelkörper sich verbindender Knorpel.

richteter Spitze, welcher sich weiterhin in Nr. 240 mit dem ersteren, grösseren Gebilde verbindet und so das Septum zwischen M_1 und M_2 verstärkt. Ausserdem treibt das Perichondrium des Wirbelkörpers bereits in Nr. 236 einen dorsalwärts gerichteten Fortsatz zwischen die beiden Rückenmarke hinein; derselbe erreicht die oben beschriebene Knorpelmasse in Nr. 251 und vereinigt sich mit ihr. Inzwischen ist die perichondrale Zunge in



Fig. VIII.
Weitere Umgestaltungen der Knorpelwucherung.
Bezeichnung wie in Fig. IV.
K neu auftretender mit den Wirbelkörper sich verbindender Knorpel.

zwei Zapfen geteilt, welche ihrerseits ebenfalls mit dem vom Wirbelkörper kommenden Spross sich vereinigen, so dass diese nun in Nr. 253 in Form einer dreizinkigen Gabel zu endigen scheint (cf. Fig. VI). In den folgenden Schnitten sehen wir die beiden Knorpelstücke sich zu symmetrischen Spitzen umbilden, denen entsprechend sich der perichondrale Spross gabelförmig teilt, und wir erhalten das in Fig. VII (von Nr. 259) dargestellte

Bild. Von Nr. 266 an verschwindet zunächst die Verbindung mit der Wirbelanlage, welche ihrerseits nun in ihrem Perichondrium einen weiteren, dorsalwärts gelegenen grossen Knorpel zeigt; auch die Spitzen der „Gabel“ sind voneinander getrennt, wie in Fig. VIII zu sehen ist. Bald darauf in Nr. 275 treten die letzteren jede für sich mit einem perichondralen Fortsatz des

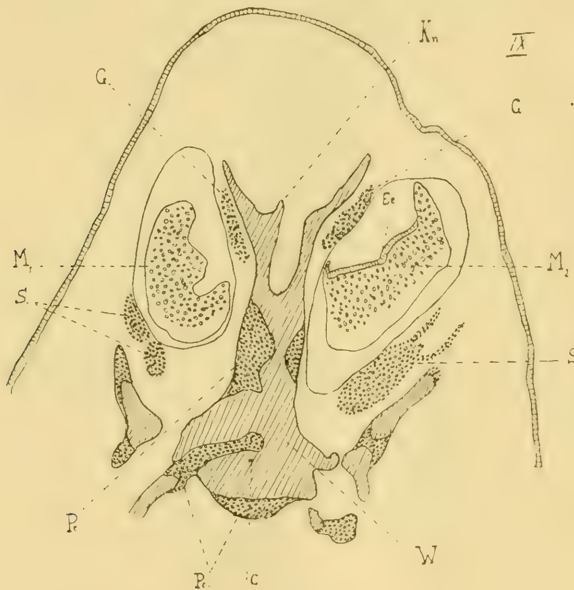


Fig. IX.

Weitere Umgestaltung des knorpeligen Septums zwischen den beiden Rückenmarksträngen.

Bezeichnung wie in Fig. IV.

Wirbelkörpers in Verbindung (Fig. IX). Aber auch diese Vereinigung bleibt nicht lange bestehen, sondern verschwindet bereits in Nr. 281 auf der rechten, in Nr. 287 auf der linken Seite. Dorsalwärts gelegen sehen wir, dass die beiden Knorpelspitzen als Ausläufer des in Nr. 204 zuerst beobachteten Gebildes, welches noch bis Nr. 302 als zarte Spangen zu erkennen sind, während der vom Wirbelkörper stammende Teil

in zwei kleinen Knorpelspitzen endigt, welche bis Nr. 290 zu verfolgen sind. Die Fig. X zeigt von letzteren die dorsalwärts gelegene als kleinen Knorpelkern in dem perichondralen Sporn, während der andere noch mit dem Wirbelkörper in Zusammenhang ist.

Um ein möglichst klares Bild von der Gestalt der gesamten Knorpelwucherung zu bekommen, wurde eine Wachsrekonstruktion

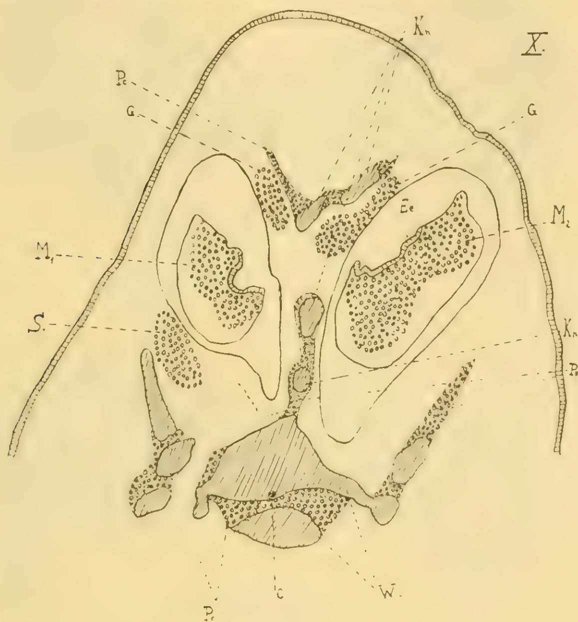


Fig. X.

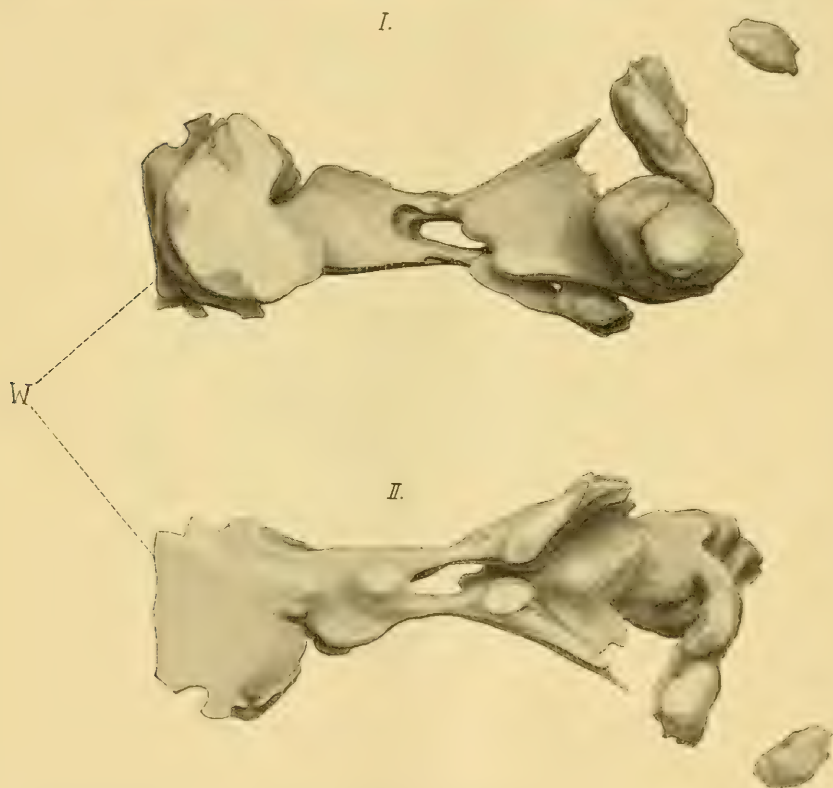
Weitere Umgestaltung des knorpeligen Septums zwischen den beiden Rückenmarksträngen.

Bezeichnung wie in Fig. IV.

nach der Born'schen Plattenmethode in 150fachem Massstabe hergestellt. Es dürfte kaum möglich sein, diese Wucherung in ihren Buchten und Zacken einigermassen zutreffend zu beschreiben; die beiden Zeichnungen (1 : 75), welche nach der Rekonstruktion angefertigt worden sind, werden jedoch in Ver-

bindung mit den anderen Figuren eine Vorstellung von der Form dieses eigenartigen Gebildes gewinnen lassen.

Bereits in Nr. 236 haben wir gesehen, dass zwischen den beiden Rückenmarkssträngen die unterste Spitze der Knorpel-



Rekonstruktion der Knorpelwucherung im Massstab 1 : 75. I von unten gesehen. II ebenso, von oben gesehen.

wucherung zu erkennen war; weiter kranialwärts, nachdem die beiden Teile einander von Nr. 249 an in Form und Ausdehnung gleich geworden, verlaufen sie zu beiden Seiten dieses Gebildes (cf. Fig. VI—X). Auch nach Verschwinden der trennenden Knorpelreste nebst ihrer bindegewebigen Umhüllung vereinigen

sich die beiden Rückenmarksstränge nicht ohne Weiteres, ja in Nr. 297 tritt sogar vorübergehend ein bindegewebiges Septum zwischen sie. Dasselbe erhebt sich vom Wirbelkörper her aus den Resten des in Nr. 290 verschwindenden Spornes und ist an der Basis des Wirbelkanales bis Nr. 341 als immer niedriger werdende Leiste zu erkennen, cf. Fig. XI.

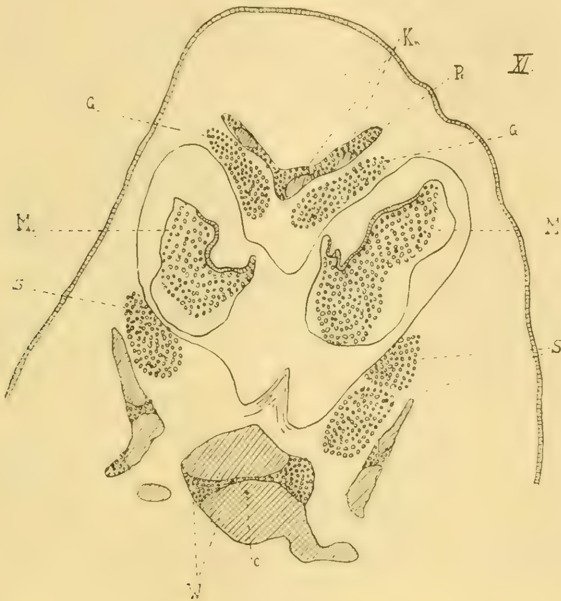


Fig. XI.
Verschwinden des knorpeligen Septums bis auf geringe Reste.
Bezeichnung wie in Fig. IV.

In Nr. 305 erfolgt die Verschmelzung der beiden Rückenmarksstränge zu einer oben offenen Rinne. Das Bild, wie es Fig. XII zeigt, ist nach Nr. 327 gezeichnet, wo die Verhältnisse besonders klar liegen. Das Rückenmark ist nicht symmetrisch gebildet, besteht vielmehr aus einem kleineren linken und einem grösseren rechten Teil, welche durch eine schmale Kommissur miteinander verbunden werden. Die dem Zentralkanal entsprechende Furche ist fast bis an den Rand mit Ependym aus-

gekleidet. Das Rohr, welches das Rückenmark umschliesst, lässt hier ausser der normal geformten Wirbelanlage keine knorpeligen Bestandteile mehr erkennen.

Oberhalb Nr. 330 — in der Höhe des Kehlkopfes gelegen — macht sich die postmortale Veränderung des Gewebes derart geltend, dass ein weiteres Studium des Rückenmarkes sowie des

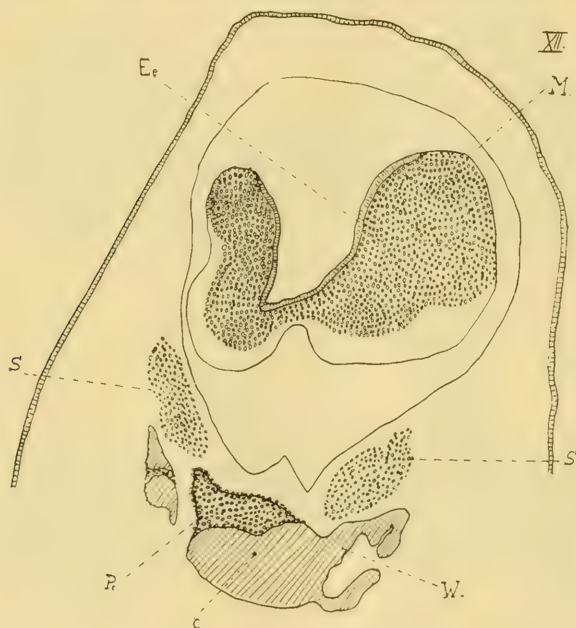


Fig. XII.
Vereinigung der beiden Rückenmarkstränge vor dem Eintreten in die Schädelhöhle.
Bezeichnung wie in Fig. IV.

Gehirns nicht durchführbar erscheint. Doch lassen sich Veränderungen, welche den eben beschriebenen entsprechen würden, nicht auffinden.

Die Zahl der mir in der Litteratur zugängigen Veröffentlichungen von Beobachtungen über Zweiteilung des Rückenmarkes bei Spina bifida ist nicht gross. In seinen Untersuchungen über die Spina bifida berichtet v. Recklinghausen

über eine Reihe eigener und fremder Fälle; interessant ist, dass bei vielen von ihnen kleinere oder grössere fibröse, knorpelige oder knöcherne Vorsprünge gefunden sind, welche entweder auf dieselbe Wachstumsstörung zurückzuführen sind, wie die Doppelteilung des Rückenmarkes, oder ihrerseits diese veranlasst haben können. Auf S. 124 beschreibt er eine Teilung des Rückenmarkes auf 9 cm durch eine von der vorderen zur hinteren Durawand ziehend kurze, straffe, fibröse, sagittal gestellte Platte von 7 mm Breite. Auf S. 128 lesen wir über einen Acranius anencephalus von 18 cm Scheitelsteisslänge: „Oberhalb des einfachen Conus medullaris ist das Lendenmark in einer Ausdehnung von 15 mm gespalten; beide Hälften werden durch einen knöchernen, von der Dura überzogenen Zapfen, der breitbasig dem ersten Lendenwirbelkörper aufsitzt und 9:6 mm dick ist, auseinandergehalten.“ Über einen Fall von Sestier zitiert er: „. . . ., giebt ein konischer, vom 12. Brustwirbelkörper ausgehender, knöcherner Fortsatz die Marke für die Trennung des Rückenmarkes in zwei Stränge mit je einem weiten Zentralkanal, der bis zum dilatierten vierten Ventrikel zu verfolgen ist“. Bei einem von Foa untersuchten, aus der Sammlung Taruffi zu Bologna stammenden Präparate, dessen Beschreibung ebenda zitiert wird, „ragt das rechte Ende des Bogens, anstatt sich mit seinem Körper zu verbinden, mitten in den Wirbelkanal hinein und zweiteilt das Rückenmark“. Auf S. 130 und 131 werden zwei weitere Fälle beschrieben, in welchen ebenfalls Abweichungen von der Norm in der Gestalt und Lage eines Wirbelbogenstückes beobachtet wurden. Vier Fälle von Spina bifida mit sagittal gestellten knöchernen Marken mit einer Rückenmarksteilung an dem kranialen Ende der Wirbelspalte werden aus dem Bericht des Londoner Komitees angeführt.

In der Festschrift für Wagner von 1888 beschreibt R. Beneke einen Fall von unsymmetrischer Diastematomyelie bei einem Kinde von sechs Wochen. Der uns besonders inter-

essierende Passus lautet: „Zwischen den einander genäherten Rückenmarkshälften liegt . . . . als scharfe Scheidewand eine Arachnoidealfalte, welche ventralwärts den Nervus lumb. III, hintere Wurzel und unmittelbar darüber einen harten, rundlichen, quergetroffenen Zapfen einschliesst". Bemerkenswert ist auch die Beschreibung, welche Houel in Bull. et mém. de la Société de la Chir. 1887 über einen ähnlichen Fall giebt; wir lesen dort: „Auf einem vertikalen Durchschnitt der Wirbelsäule in der Höhe der „trous de conjugaison" sieht man eine dreikantige Spitze, 12 mm lang an der Basis, 11 mm hoch, in das Innere der Wirbelsäule (des Wirbelkanales) hervorragen. Dieser Auswuchs ist knorpeliger Natur und inseriert in der Mittellinie der Wirbelkörper des dritten und vierten Lendenwirbels und der Intervertebralscheibe. Er ragt von vorn nach hinten durch den Wirbelkanal und seine Spitze reicht in die Kommunikationsöffnung zwischen dem Wirbelkanal und dem Sack. Das Rückenmark ist vertikal in der Medianlinie auf ca. 2 cm geteilt".

Besonders ausgesprochen sind die Abweichungen in der Anordnung der Knochenteile bei dem von Muscatello im Archiv für klin. Chir. Bd. 47 beschriebenen Präparate, welche einzeln anzuführen hier nicht der Platz ist. Die für uns bemerkenswerteste Stelle lautet: „Am vierten und fünften Lendenwirbel treten die seitlichen Bogenstücke nicht in unmittelbare Verbindung, und der zwischen den beiden Hälften bleibende Zwischenraum wird von einem unregelmässig eiförmigen, 21 mm langen, 17 mm breiten, 10 mm dicken Knochengebilde ausgefüllt, welches wie ein Sporn in den Wirbelkanal hineinragt". — Im Archiv für Kinderheilkunde, Bd. 24, berichtet Theodor über einen Fall von Diastematomyelie mit einem eigenartigen Knochengebilde; er schreibt: „Nach Ablösung der Muskelinsertion zeigt sich im Bereich der unteren beiden Lendenwirbel eine leichte Vortreibung der Weichteile. Die Wirbeldornen erscheinen daselbst durch eine breite Knochenplatte ersetzt". Die

Doppelteilung des Rückenmarkes, welche hier auf die unteren Abschnitte beschränkt ist, scheint nicht direkt mit diesem Gebilde in Beziehung zu stehen.

Vergleichen wir mit den hier angeführten Beobachtungen die an unserem Präparat erhobenen Befunde, so erscheint dieses doch in mancher Hinsicht beachtenswert. Zunächst dürfte es bei weitem der jüngste Fötus sein, an welchem derart umfangreiche Veränderungen beobachtet worden sind. Ausserdem übertreffen dieselben wohl auch alle bisher beschriebenen Formen an Ausdehnung. Wir finden hier eine Spina bifida cervicalis mit ganz aussergewöhnlich grossen und komplizierten Knorpelneubildungen. Daneben haben wir eine ausgesprochene Diastematomyelie; die beiden Rückenmarksstränge werden voneinander durch das atypische Knorpelgebilde getrennt. Ausserdem endet die eine Rückenmarkshälfte, anstatt sich mit der anderen zu vereinigen, in der Höhe der oberen Hälfte der Lendenwirbelsäule frei auf der Körperoberfläche. Die andere Hälfte zieht in dem Wirbelkanal weiter kaudalwärts und tritt in einer Spina bifida lumbalis zu Tage, indem sie vorübergehend nochmals, allerdings weniger deutlich, das Bild einer Zweiteilung bietet.

Welcher Art die Störungen sind, welche für das Zustandekommen der Spina bifida verantwortlich zu machen sind, kann allerdings auch aus dieser Untersuchung nicht erkannt werden. Nur der Punkt verdient hervorgehoben zu werden, dass amniotische Bänder, wie für manche andere Missbildungen, *hierfür nicht* in Frage kommen können, da der Fötus frei beweglich, ohne jede abnorme Verbindung in der Eihöhle lag. Dass derartige Stränge — wie dies in späteren Monaten der Schwangerschaft vorkommt — bereits verschwunden seien, scheint bei einem Ei aus dem zweiten Monate doch ausgeschlossen.

ÜBER DIE GEGENSEITIGE ENTSPRECHUNG

VON

EPIDERMIS- UND CORIUMLEISTEN

AN DER

BEUGEFLÄCHE VON HAND UND FUSS BEIM AFFEN UND MENSCHEN.

VON

MARTIN HEIDENHAIN,
TÜBINGEN.

Mit 2 Textabbildungen und 1 Abbildung auf Tafel 18.

In unseren mikroskopischen Kursen werden als Beispiele des Baues der Haut unter anderem gewöhnlich Vertikalschnitte durch die Haut der Fingerbeere sowie Flächenpräparate der abgelösten Epidermis vorgelegt, welche letzteren von der Unterseite her betrachtet werden. Auf diese Weise kommt der Schüler zu einer doppelten Ansicht des Corpus papillare: im senkrechten Durchschnitte sieht er Epidermis und Corpus papillare in natürlichem Zusammenhange, im Flächenpräparate dagegen gewahrt er den negativen Abdruck des Papillarkörpers mit seinen wunderbaren Leisten und Rissen, welche in ihrer gegenseitigen netzähnlichen Verbindung das sogenannte Rete Malpighi der alten Autoren vorstellen (vergl. die beigegebene Tafel von der Epidermis der Plantarfläche des menschlichen Fusses).

Schon seit Jahren bin ich nun darauf aufmerksam geworden, dass, obwohl alle wesentlichen Einzelheiten auf dem in Frage kommenden Gebiete von alters her gut bekannt sind, doch eine gewisse Unklarheit in Betreff der gegenseitigen topographischen Anordnung der äusserlich sichtbaren Epidermisleisten und der darunterliegenden Leisten des Coriums durch die Handbücherlitteratur sich hindurchzieht. Da es nun in unserem Interesse liegt im mikroskopischen Unterricht eine möglichst genaue, scharfe, klare Auskunft über die vorgelegten Objekte zu geben, so möchte ich den in Anregung gebrachten Gegenstand hier in einer einfachen Weise als eine Unterrichtsfrage besprechen.

In den mir vorliegenden Hand- und Lehrbüchern, sowie in den anatomischen Atlanten (Koelliker, Toldt, Spalteholz, Rauber etc.), soweit sie sich überhaupt näher darauf einlassen, wird allgemein angenommen, dass die auf der freien Oberfläche der Haut an der Beugefläche von Hand und Fuss sichtbaren genuinen in bestimmten Systemen stehenden Leistchen (Tastleisten) genau den unterliegenden Coriumleisten (oder „linienförmigen Papillenstöcken") der Lage nach entsprechen. Diese Darstellung war die unbestrittene seit Koellikers mikroskopischer Anatomie 1850. Ich bin nicht dieser Ansicht und glaube, dass man in der morphologischen Auffassung der Sache bisher fehl gegangen ist. Nach meiner Auffassung entspricht vielmehr jeweilen die Mittelebene jedes linienförmigen Papillenstockes der Lederhaut genau dem Boden einer darüber gelegenen Rinne, welche zwei benachbarte oberflächliche Epidermis- oder Tastleisten voneinander trennt. Mithin wären die oberflächliche Hautfurche und die Coriumleiste, wenn man beim Menschen überhaupt von solchen sprechen will, superponiert.

Dieses Lageverhältnis ist nur schwierig zu ermitteln beim Menschen, völlig klar ersichtlich dagegen beim Affen. In Fig. 1 haben wir einen Vertikalschnitt quer durch die Leisten der Fingerbeere eines grösseren Affen [1]). Man erkennt Hornschicht, Stratum lucidum und Keimschicht, dazu die in der Höhe und Tiefe vorspringenden Leisten und Riffe der Epidermis. Der Gesamtanblick eines solchen Präparates zeigt, wie später noch besser klar werden wird, dass die Ausprägung des Oberflächenreliefs der Epidermis bis zu gewissem Grade unabhängig ist von der Formengebung des Coriums. Die gewaltige Entwickelung und spezifische Ausbildung der epithelialen Schichte in der Höhe und Tiefe scheint mir unzweideutig darauf hin-

[1]) Wahrscheinlich war es ein Pavian; die Präparate sind schon alt und, als ich vor vielen Jahren das Material erhielt, habe ich leider verabsäumt mir über die Species Aufschluss geben zu lassen.

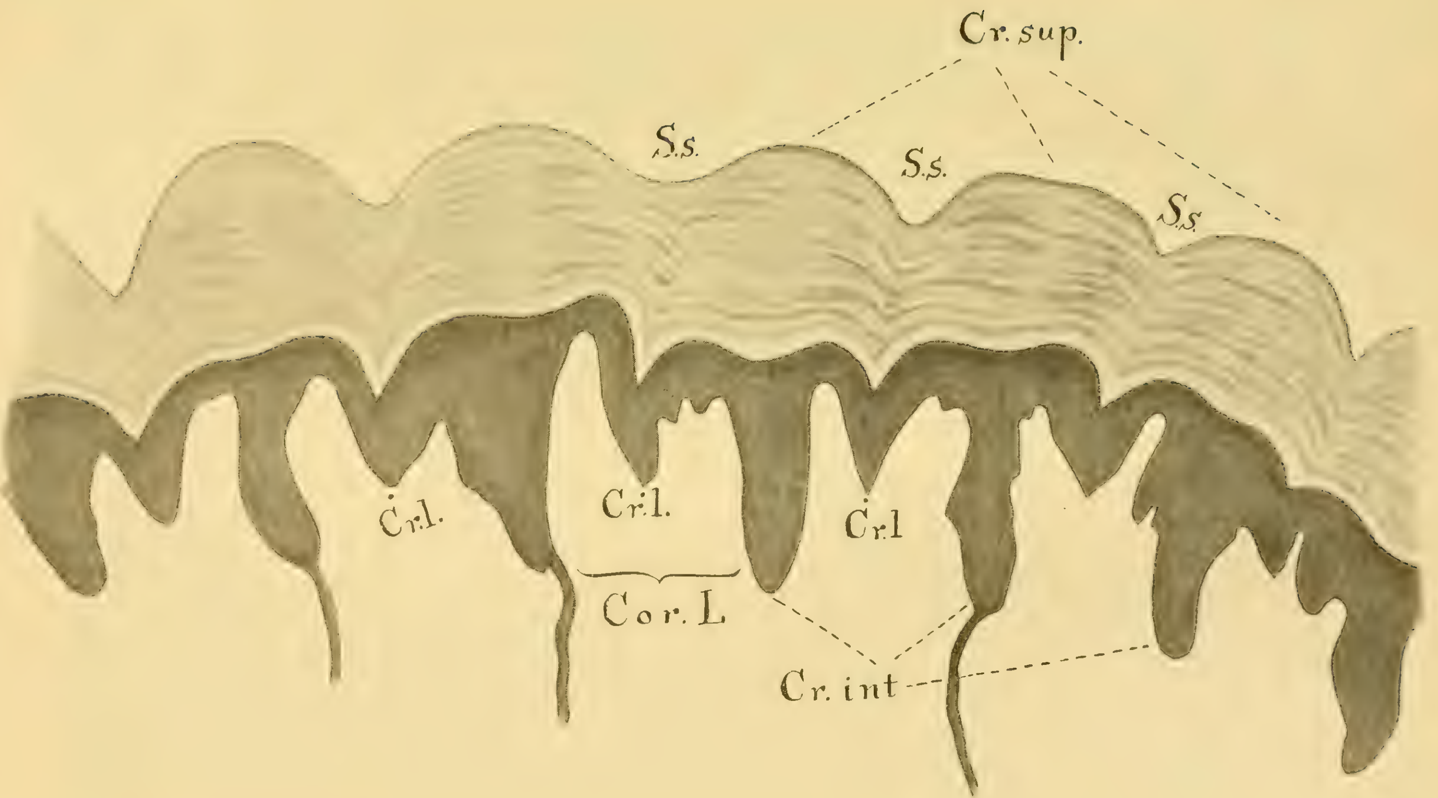


Fig. 1.

zuweisen, dass die eigenartige Form der gegenseitigen Begrenzung von Epidermis und Corium in hohem Grade von den autonomen Wachstumsverhältnissen der ersteren abhängig ist, und aus diesem Grunde gehe ich, da ohne eine genauere Nomenklatur nicht durchzukommen ist, bei der Namengebung von der Oberhaut aus.

Die oberflächlich auf der Haut sichtbaren Leisten nenne ich Cristae superficiales sc. epidermidis (Fig. 1. Cr. sup.); diese werden naturgemäss durch Sulci superficiales (Fig. 1. S. s.) getrennt. Es entsprechen nun sowohl den Cristae wie auch den Sulci superficiales auf der Gegenseite der Epidermis gegenüber dem Corium abermals Leisten, welche sich in den Papillarkörper einsenken: Cristae profundae sc. epidermidis. Die letzteren zerfallen demgemäss in zwei Klassen. Diejenigen Leisten, welche den Cristae superficiales genau gegenüberliegen, sind beim Affen sehr stark ausgebildet und erscheinen im Querschnitt als weit in die Tiefe greifende, stumpf endigende Zapfen: Cristae intermediae (Fig. 1, Cr. int.), während die den Sulci superficiales entsprechenden Leistchen viel niedriger sind und zugeschärft zu endigen pflegen: Cristae limitantes (Fig. 1, Cr. l.). Der Querschnitt der Fig. 1 setzt sich daher seiner morphologischen Form nach aus einer Summe sich regelmässig wiederholender Einzelabschnitte zusammen, deren jeder aus einer Crista superficialis oben und einer Crista intermedia unten, sowie je einer halben Crista limitans rechts und links besteht.

Weiterhin gewahrt man an unseren Präparaten, dass das Stratum corneum deutlich lamellös ist und dass das Stratum lucidum sich mit einem scharfem Rande, welcher dem Sulcus superficialis entspricht, in die Crista limitans einsenkt. Die Schweissdrüsengänge heften sich ihrerseits an die Crista intermedia an.

Besonderen Wert möchte ich darauf legen, 1. dass die Cr. intermedia sich ausnimmt wie eine selbständige, autonome Bildung der Epidermis; 2. dass dem Scheitel der Crista superficialis

eine tiefe Coriumfurche gegenüberliegt, nicht aber eine Coriumleiste.

Daher kann nach der ganzen Gestaltung des Bildes als Coriumleiste, Crista corii, nur derjenige Abschnitt der Lederhaut bezeichnet werden, welcher von je zwei Cristae intermediae seitlich eingefasst wird (Fig. 1, Cor. L.) und dem Sulcus superficialis entspricht.

Der Stellung nach alternieren also beim Affen Coriumleisten und äussere Tastleisten. Daraus folgt nun wiederum, dass die beiden Papillenreihen, welche dem Kamme jeder Coriumleiste aufgesetzt sind, nicht unter der nämlichen Crista superficialis zu liegen kommen, sondern sich in systematischer Folge zur Rechten und zur Linken auf je zwei benachbarte Tastleisten verteilen.

Was nun eben diese Verhältnisse beim Menschen anlangt, so sind sie im wesentlichen die nämlichen. Um nun fürs Erste zu zeigen, wie misslich es ist, wenn man bei der bisherigen Darstellung des Gegenstandes stehen bleibt, lenke ich zunächst von neuem die Aufmerksamkeit auf die üblichen Flächenpräparate der Epidermis, wie man sie von der Beugeseite der Hand und des Fusses (siehe die Tafel) so leicht gewinnt. Bei guter Karminfärbung fallen die Cristae intermediae (Cr. int.) am stärksten ins Auge; sie beherrschen sozusagen das mikroskopische Bild, während die Cristae limitantes (Cr. l.) besonders darum, weil sie die Farbe in viel geringerem Grade aufnehmen, stark zurücktreten. Man hat also den Eindruck, dass die Cr. intermediae sehr erheblich, die Cr. limitantes nur wenig aus der Ebene der Keimschicht hervorspringen. Ein derartiger Unterschied in der Höhe der Leisten ist ja nun wirklich vorhanden, aber allerdings nicht in dem Grade als es den Anschein hat; denn wenn die Cr. limitantes sich ebenso stark tingieren würden wie die Inter-

mediae, so würde für unseren Augenschein der Unterschied in der Höhenausdehnung der Leisten nicht so scharf hervortreten. Die Cr. limitantes müssen aber bei durchfallendem Lichte darum im ganzen weniger gefärbt erscheinen, weil laut Ausweis des Querschnittes (Fig. 2.) in ihre Basis die in Karmin unfärbbare Hornschicht in erheblichem Grade hereintritt. Ferner sehen wir im Flächenbilde (siehe die Tafel), wie sich von den Cr. intermediae feine Querleistchen abzweigen, welche die Papillen und Papillenstöcke des Coriums zwischen sich fassen. Die Quer leistchen laufen auf die Cr. limitans aus und verbinden sich mit ihr. So wird jede Cr. intermedia rechts und links von einem Tractus papillaris begleitet, innerhalb dessen im übrigen die Einzelpapillen recht unregelmässig stehen. Koelliker giebt an, dass in jedem Längszuge der Quere nach 2 bis 5 Papillen Platz haben; indessen ist es nicht möglich in dieser Hinsicht irgend eine Regelmässigkeit zu entdecken.

Da nun die Cr. intermediae den Cr. superficiales, die Cr. limitantes ebenso den Sulci superficiales entsprechen, so ist es angesichts des Flächenbildes (siehe die Tafel) nach meiner Meinung nicht angebracht, wie bisher geschehen ist, die papillentragende Coriumleiste so zu begrenzen, dass sie auf das Gebiet zwischen zwei Cr. limitantes bezw. Sulci superficiales fällt: denn dann würde die Coriumleiste zwar der Cr. superficialis entsprechen, aber auch durch die weit in die Tiefe vorspringende Cr. intermedia bis auf ihre Basis in zwei Hälften zerschnitten werden. Wenn wir in Lehr- und Handbüchern, in Kollegien und Kursen diese Art der Darstellung bringen, werden wir immer den Unglauben wecken, denn für eine Coriumleiste muss man an der Unterfläche der Epidermis einen deutlich kenntlichen negativen Abdruck verlangen und dieser kann meiner Meinung nach nur das vertiefte durchscheinende Gebiet zwischen je zwei Cr. intermediae sein. Auf der beigegebenen Tafel bezeichnen die Buchstaben Cor. L_1 die Lage der Coriumleisten nach der bis-

herigen, die Buchstaben Cor. L_2 die Lage derselben nach meiner Auffassung.

Erscheint somit die bisherige Darstellungsweise schon auf Grund der Betrachtung des Flächenbildes als mangelhaft, so zeigt ein sorgfältig ausgeführter und unter vielen gut ausgewählter Vertikalschnitt durch die Haut bei Fingerbeere mit völliger Beweiskraft, dass auch beim Menschen im Prinzip genau die gleichen topographischen Verhältnisse obwalten wie beim Affen, besonders dass auch hier die Cr. intermedia die ausschlaggebende Rolle in der Morphologie der Dinge spielt. Wenn dies bisher nicht in genügendem Masse erkannt worden ist, so liegt dies meines Erachtens nach allein daran, dass die Präparate, welche zur Untersuchung kamen, ungeeignet, nicht zweckentsprechend waren.

Mein Material, von einem Hingerichteten stammend, wurde in 5% Trichloressigsäure gehärtet und darauf in absoluten Alkohol übertragen. Durch vielmaliges Wechseln des Alkohols während längerer Zeiträume lässt sich der Überschuss der Säure recht vollständig extrahieren; liegen die Stücke recht lange in Alkohol, monatelang, so zeigen sie hinterher nur mehr eine geringe Tendenz in Wasser und wässerigen Lösungen zu quellen, eine Erscheinung, die nach Einwirkung von Trichloressigsäure sonst leicht in grossem Umfange statt hat[1]).

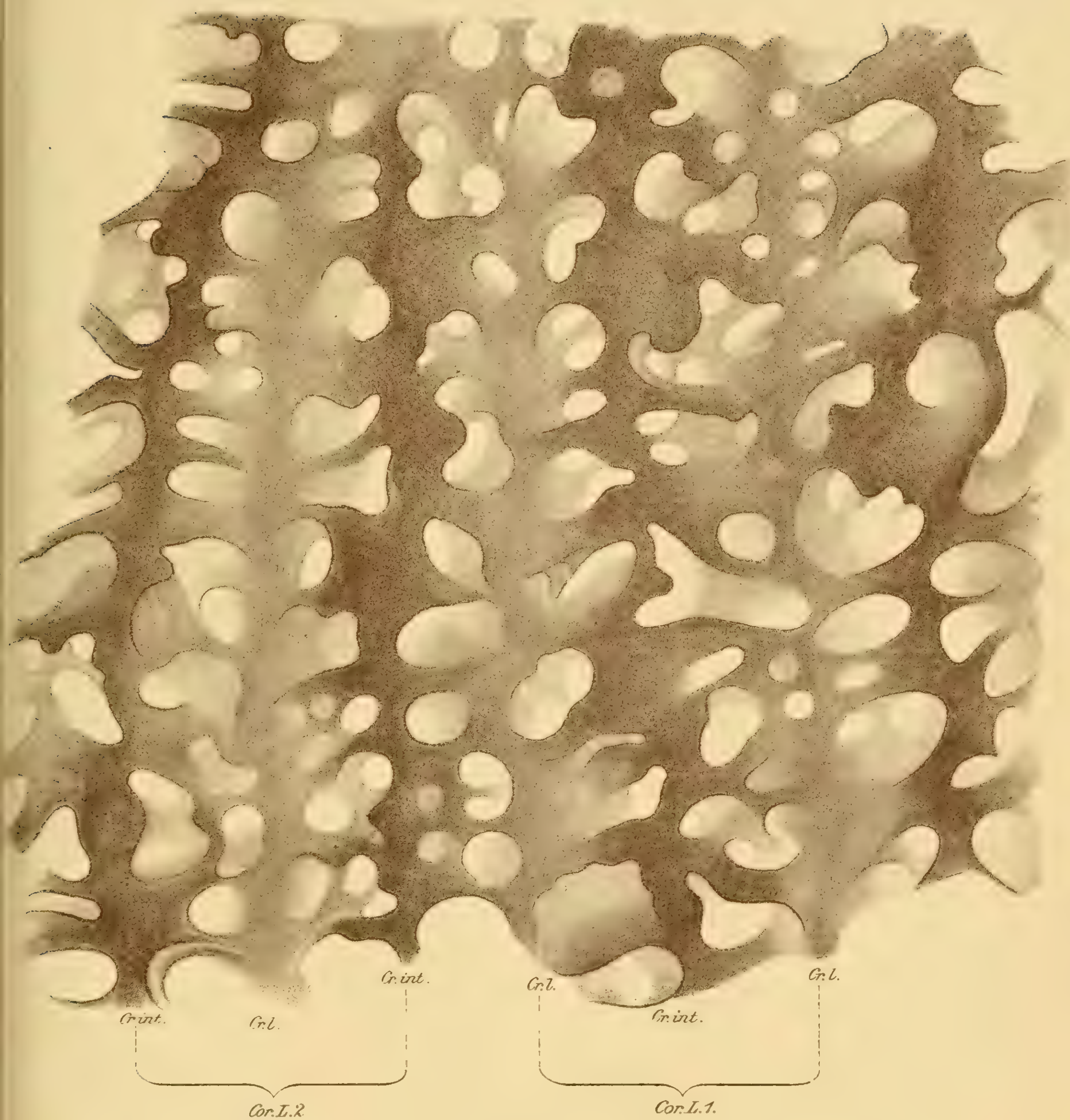
Die in weiches Paraffin eingebetteten Stücke liessen sich leicht schneiden und färbten sich in Karmalaun sehr schön. Wichtig für den vorliegenden Zweck ist, dass man die Objekte vor dem Schneiden sorgfältig orientiert, damit man wirklich genau quer durch die Tastleisten hindurchkommt. Zu diesem Behufe ist es notwendig, mit dem Rasiermesser scharf begrenzte reckteckige Stücke aus der Haut herauszuschneiden; die zwei Langseiten des Rechtecks legt man hierbei parallel,

[1]) Siehe meinen Artikel: Die Trichloressigsäure als Fixierungsmittel. Zeitschr. f. wiss. Mikr. und mikr. Technik. Unter der Presse.

die kurzen Seiten genau senkrecht zu den Tastleisten. Ist es später auf Grund dieser Vorkehrungen gelungen, die gewünschten Querschnitte in tadelloser Weise auszuführen, so darf man doch nicht überall jene typischen Bilder, wie sie unsere Fig. 2 so hübsch zeigt, erwarten, denn die Schnitte gehen oft der Länge nach oder schief durch die von der Cristae intermediae abzweigenden Querleistchen (vergl. die Tafel), und in diesem Falle resultieren atypische, zum Teil recht unregelmässige Bilder. Regelmässig wird das Bild nur dann, wenn der Schnitt über eine grössere Strecke hin die mittleren Durchschnitte nebeneinander stehender Papillenstöcke liefert, wie es Fig. 2 zeigt.

Diese Abbildung vom Menschen zeigt nun im Grunde genommen genau die nämlichen Verhältnisse wie beim Affen. Den Cristae superficiales stehen auf der Gegenseite die Cr. intermediae gegenüber (Cr. sup. und Cr. int.); die letzteren dringen in der Richtung auf das Corium stärker in die Tiefe ein als die Cristae limitantes (Cr. l.), daher fassen auch hier je zwei Cr. intermediae die wahre Coriumleiste (Cor. L_2) zwischen sich, während die falsche Coriumleiste oder der linienförmige Papillenstock der Autoren (Cor. L_1) durch die Cr. intermediae bis auf die Basis in zwei Hälften zerschnitten wird. Das wirklich bestehende morphologische Verhältnis ist hier nur darum schwieriger zu übersehen, weil die Cr. limitantes in der Höhenausdehnung nur wenig hinter den Cr. intermediae zurückbleiben; daher habe ich in meiner Zeichnung (Fig. 2) linker Hand die unteren Enden der letzteren durch eine punktierte Linie verbunden, so dass nun das relative Verhältnis der Höhe beider Arten von Leisten deutlich hervortritt.

Der bisher sogenannte linienförmige Papillenstock (Cor. L_1) enthält in sich eine Furche, welche der Abdruck der Cr. intermedia ist; diese Coriumfurche wurde als Sulcus interpapillaris bezeichnet; weiterhin nannte man den furchenartigen Abdruck der Cr. limitans Sulcus intercristalis. Diese Bezeichnungen



Kgl. Univers.-Druckerei v. H. Stürtz, Würz

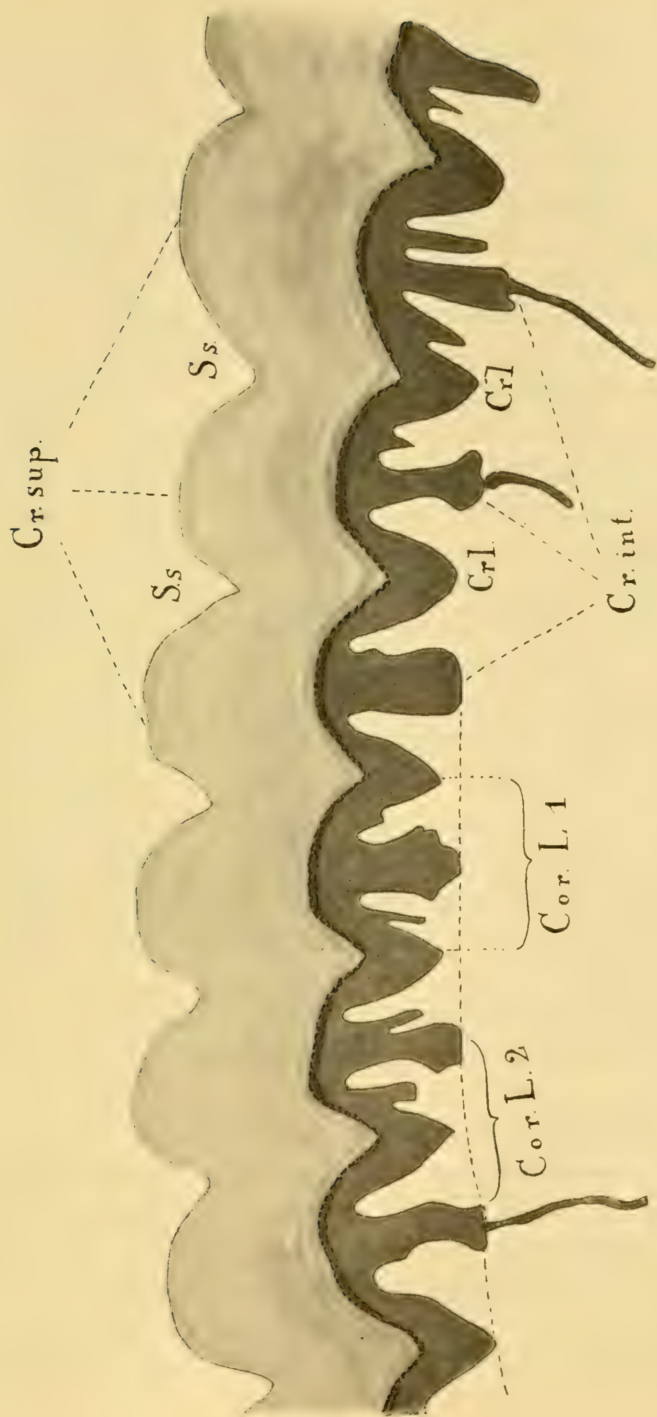


Fig. 2.

sind meiner Meinung nach nicht richtig, denn der Sulcus intercristalis schneidet nur bis auf die Basis der Papillen durch, ist also ein Sulcus interpapillaris, während umgekehrt der früher sogenannte Sulcus interpapillaris nicht bloss bis auf die Basis der Papillen, sondern bis auf die Basis der Coriumleiste hinabgeht, also ein wahrer Sulcus intercristalis ist.

Weiterhin muss ich noch eine kleine Einschränkung der obigen Darstellung hinzufügen. Während nämlich beim Affen das Bild der in die Tiefe eindringenden Zapfen, welche den Cr. intermediae entsprechen, auf den Schnitten durch die Fingerbeere völlig konstant ist, so dass also zwischen ihnen wahre, kontinuierliche, ziemlich hohe Coriumleisten gelegen sind, trifft das Gleiche nicht in dem nämlichen Masse für den Menschen zu. Wie die Tafel lehrt, gehen von den Cr. intermediae von Stelle zu Stelle Querleisten aus, welche wenigstens zum Teil sehr kräftig sind und weit in die Tiefe hinabreichen. Daher müssen sich meiner Vorstellung nach die von mir sogenannten wahren Coriumleisten in eine aufeinander folgende Reihe mehr oder weniger deutlich zusammenhängender Einzelsegmente gliedern. Fällt daher der Schnitt in die Längsausdehnung eines kräftig entwickelten Querleistchens, so wird an einer solchen Stelle im mikroskopischen Bilde die Coriumleiste undeutlich. Kurz, man kann mit gutem Rechte sagen, dass beim Menschen im Verhältnis zum Affen das Leistensystem des Coriums und ebenso das System der Cristae intermediae rudimentär geworden ist.

Bezüglich unserer Ergebnisse können wir uns also kurz dahin zusammenfassen, dass man bisher auf die Existenz der Crista intermedia, welche ja auch der alleinige Träger der Schweissgänge ist, zu wenig Wert gelegt hat; die bisherigen Fehler der Betrachtung lassen sich aber erst dann ausscheiden, wenn man die vergleichende Histologie zu Rate zieht. Diese lehrt, dass die Crista intermedia offenbar eine sehr selbständige,

durch die autonomen Entwickelungsmechanismen der Epidermis sich erzeugende Bildung ist. Dies tritt ja auch beim Menschen noch teilweise zutage, wenn auch nicht so deutlich; denn bis auf das Stratum granulosum herab (Fig. 2) wiederholen die Schichten der Epidermis das oberflächliche Relief der Haut, während von da an nach abwärts die gesamte Gliederung des Reliefs von dem Auftreten der Cristae intermediae abhängig ist.

Ich bin nun der Meinung, dass wir die frühere Darstellung, nach welcher Tastleisten und Coriumleisten sich entsprechen, fallen lassen sollten, da dem Scheitel einer Tastleiste keineswegs der Scheitel einer zugehörigen Coriumleiste korrespondiert. Da aber die der Affenhaut entsprechenden wahren Coriumleisten beim Menschen sehr niedrig sind, so würde ich mich etwa dahin ausdrücken, dass beim Menschen jede doppelte Papillenreihe auf einem niedrigen Wulst oder Polster zu stehen kommt, welches der Lage nach dem Sulcus superficialis entspricht; jede doppelte Papillenreihe wird demgemäss nicht von ein und derselben, sondern je zur Hälfte von zwei benachbarten Tastleisten gedeckt.

Ob in dieser Anordnung eine physiologische Zweckmässigkeit verborgen liegt, liess sich einstweilen nicht mit Sicherheit ermitteln. Da die Cr. intermediae zugleich auch eine besondere Verdickung oder Verstärkung des Keimlagers der Epidermis bedeuten, liesse sich daran denken, dass dieser Umstand mit der Entwickelung der Tastleisten in näherem Zusammenhang zu bringen ist.

Aus dem anatomischen Institut in Göttingen.

Über die Entwickelung der Facialismuskulatur des Menschen.

von

R. FUTAMURA,

Tokyo (Japan).

Mit 27 Textabbildungen.

Einleitung.

Die Gesichtsmuskeln des Menschen bilden eine unter der Haut gelegene und sich in ihr zum grössten Teil ansetzende, fast kontinuierliche Schicht. Die Übergänge der anatomisch einzeln bezeichneten Muskeln in benachbarte sind zahlreich; ebenso häufig findet sich eine Überschreitung der Mittellinie, so dass die gleichnamigen Muskeln der rechten und linken Seite oftmals nicht zu trennen sind. Ihre Bezeichnung als mimische Gesichtsmuskulatur drückt nur einen Teil ihrer Aufgabe aus, die nicht einmal ihre wichtigste ist. Die um die Gesichtsöffnungen gruppierten Muskeln sind wegen ihrer vegetativen Funktion direkt denen niederer Tiere vergleichbar, bei denen noch kaum von einer Mimik die Rede ist. Ihre Beteiligung am Ausdrucke von Gemütsbewegung ist zweifellos eine später erworbene Funktion.

Über die Herkunft der Gesichtsmuskulatur hat Gegenbaur zuerst festgestellt, dass sie von dem primitiven Platysma cervico-faciale abzuleiten ist, das sich vom Hals über die Kinn- und Nackengegend zum ganzen Gesicht hin ausbreitet. Ihr Nerv ist der Nervus facialis.

Bisher sind seitdem im wesentlichen vergleichend-anatomische Untersuchungen angestellt worden, während die Ontogonie der Gesichtsmuskeln des Menschen kaum bearbeitet

wurde. Die eingehendsten Untersuchungen von vergleichend-anatomischen Gesichtspunkten aus verdanken wir Ruge. Bei niederen Säugetieren findet man (Katze, Hund) am Halse einen zweischichtigen Hautmuskel, der eine tiefe longitudinale Schicht (M. subcutaneus colli intern. Gurlt) besitzt, die in der Nacken- und Schultergegend beginnt und unter dem Ohr nach oben und vorn bis zur Mundspalte zieht, wo sie mit einem kleineren Teile in die Oberlippe eintritt und mit einem beträchtlich grösseren die Unterlippenmuskeln bildet. Die oberflächliche zirkulär verlaufende Schicht (M. subcutaneus externus Gurlt) besteht aus zarteren Muskelbündeln als die tiefere. Ihre Fasern beginnen aus dem Subkutangewebe nahe dem Nackenband, verlaufen quer über den darunterliegenden Muskeln, um teils in der Haut derselben Seite, teils der der anderen Seite, teils in entsprechenden Muskelfasern der anderen Seite zu enden. Diese oberflächliche Lage reicht bei den Tieren ungefähr bis zum Unterkieferwinkel.

Bei den Halbaffen findet sich auch eine Zweischichtung des Musculus subcutaneus colli, die jedoch der eben erwähnten Schichtung nicht gleichwertig zu sein scheint, sondern wahrscheinlich durch eine Teilung des longitudinalen Systems entstanden ist. Die oberflächliche Schicht, das Platysma myoides, stellt eine platte, ansehnliche Muskelmasse dar, die sich aufwärts über den Unterkieferrand in das Gesicht, mit oberflächlichen Fasern zur Haut der Unterlippe und des Mundes, mit tieferen Fasern zur äusseren Fläche des Unterkiefers erstreckt. Abwärts und nach hinten gehen diese Fasern zur Haut des Halses, der Brust, des Nackens und der Ohrmuschel; in der Medianlinie sind die Muskeln scharf von einander getrennt.

Die tiefe Schicht (Sphincter colli) ist eine Muskellage, die in der Mittellinie, vom oberen Ende des Sternum an bis zum Kehlkopf, mit der der anderen Seite vereint entsteht. Die lateralen Fasern verlaufen zur Ohrmuschel, die medialen Bündel

gehen über den Unterkieferrand in das Gesicht unter den Musculus auriculolabialis superior, um zur Haut des unteren Augenliedes zu gelangen. Die nach oben und medial sich anschliessenden Bündel bilden den Musculus orbicularis oris. Ein Musculus subcutaneus colli ext. findet sich bei Halbaffen nicht.

Woher die tiefe Schicht der Gesichtsmuskulatur des Menschen stammt, macht für die Erklärung grosse Schwierigkeit. Der Sphincter colli der Halbaffen findet sich weder bei den höheren Affen noch beim Menschen. Die Verdoppelung des Platysma, die gewöhnlich bei gewissen Affen, mitunter auch beim Menschen, beobachtet wird, besteht fast allein aus longitudinalen Fasern, sehr selten finden sich dort zirkuläre Fasern.

Zu einer tieferen Lage von Gesichtsmuskeln gehören M. levator labii superioris proprius, orbicularis oculi, caninus, buccinator, nasalis, triangularis und risorius. Ruge sagt aber, dass die Beziehungen zwischen Platysma myoides und Sphincter colli unbekannt sind, weswegen sogar die Annahme eines zweifachen Ursprunges der Gesichtsmuskulatur aufgetaucht ist. Diese wird noch dadurch gestützt, dass mitunter in der Tierreihe Gesichtsmuskeln von Trigeminusfasern motorisch innerviert werden. Danach könnte man im Gesicht zwei Gruppen von Muskeln unterscheiden: platysmatische, die in das Gesicht hineingewandert sind, und autochthone Muskeln, die den Gesichtsöffnungen von vornherein angehören.

Ohne zunächst auf alle Theorien, die die vergleichende Anatomie darbietet, einzugehen, wollen wir jetzt die Ontogenie der menschlichen Facialismuskulatur und die Ausbildung des Facialis selbst untersuchen. Da ich damit beschäftigt bin, die Forschung auch noch auf die übrigen Vertrebraten auszudehnen, findet sich alsdann noch reichliche Gelegenheit, die erwähnten Probleme genauer zu erörtern.

Bei meiner Untersuchung fand ich sehr gütige Unterstützung von Geheimrat Prof. Merkel und Prof. Kallius. So stand

mir ein reiches Material von menschlichen Embryonen zu Gebote, mit dem ich diese Arbeit zu einem erfreulichen Abschlusse bringen konnte. Folgende Embryonen wurden untersucht:

1.	Embryo	von	23 Tagen
2.	„	„	24—25 Tagen
3.	„	„	24—25 „
4.	„	„	25--27 „
5.	„	„	27—30 „
6.	„	„	31—34 „
7.	„	„	35—36 „
8.	„	„	Anfang der 6. Woche
9.	„	„	Mitte „ 6. „
10.	„	„	Ende „ 6. „
11.	„	„	7 Wochen
12.	„	„	8—9 „
13.	„	„	9 „
14.	„	„	13 „
15.	„	„	16 „
16.	„	„	17 „
17.	„	„	20 „
18.	„	„	22 „
19.	„	„	26 „
20.	„	„	32 „
21.	„	„	34 „

Unter oben erwähnten Embryonen war bei den Embryonen, die älter als 8 Wochen waren, der Kopf von dem Rumpfe abgetrennt, so mussten die unteren Halsteile unberücksichtigt bleiben. Das Alter der jungen Embryonen wurde nach His (Normenltafeln der menschlichen Embryonen) bestimmt, und das der älteren nach Toldt.

Alle von mir benutzten Embryonen, mit Ausnahme von zwei (31—34 Tage und 8—9 Wochen), die sagittal geschnitten waren, wurden in frontalen Serien untersucht. Von diesen

sagittalen Serien wurden durch das Aufeinanderzeichnen der Schnitte auf Glasplatten die Sagittalprojektionen der Gesichtsmuskulatur hergestellt, die als reale Sagittalprojektionen die anderen konstruierten Sagittalprojektionen in erwünschter Weise kontrollierten. Auch die graphische Konstruktion nach His und anderen wurde verwandt: eine Methode, die ich für das unentbehrlichste und beste Hilfsmittel für meinen Zweck halte, da sie denselben Körper beliebig in verschiedenen Ansichten, der Profil-, Frontal-, Dorsal-, sogar Schrägansicht durchkonstruiert, und erlaubt, den Zufälligkeiten einzelner Schnitte Rechnung zu tragen, obgleich sie nicht den Vorwurf vermeiden kann, dass sie nur die Projektion auf eine Ebene, die zur Sagittalebene senkrecht steht, und keine körperliche Vorstellung, die bei der embryologischen Untersuchung besonders wichtig ist, gebe.

Es wurde bei der Forschung der Entwickelung der Gesichtsmuskulatur auch diejenige des für die Gesichtsmuskulatur bestimmten Nerven, N. facialis, auf das genaueste berücksichtigt, da er mit der Entwickelung der letztgenannten Muskulatur eine untrennbare Beziehung hat.

I. Gesichtsteil des N. facialis und seiner Muskulatur.

Beim Embryo von cirka 27—30 Tagen (etwas kleiner als Fig. 10 in His Normentafel), der in Frontalschnitte zerlegt war, wurde eine sagittale Rekonstruktion hergestellt, dabei zeigte der N. facialis folgende Verhältnisse.

Das Ganglion N. facialis liegt dicht neben dem Ganglion des N. acusticus, der Stamm des N. facialis zeigt einen sehr dünnen kurzen Ast, der zu dem epibranchialen Organe hinzieht, nahe dabei geht zum zweiten Schlundbogen der Hauptast des Nerven. Von diesen geht der N. petr. superf. major ab und distal von ihm die Chorda tympani; während diese beiden Äste oralwärts

verlaufen, geht ein dünner aboraler Ast zum Ganglion N. glossopharyngei. Gleich nachdem die Chorda tympani abgegeben

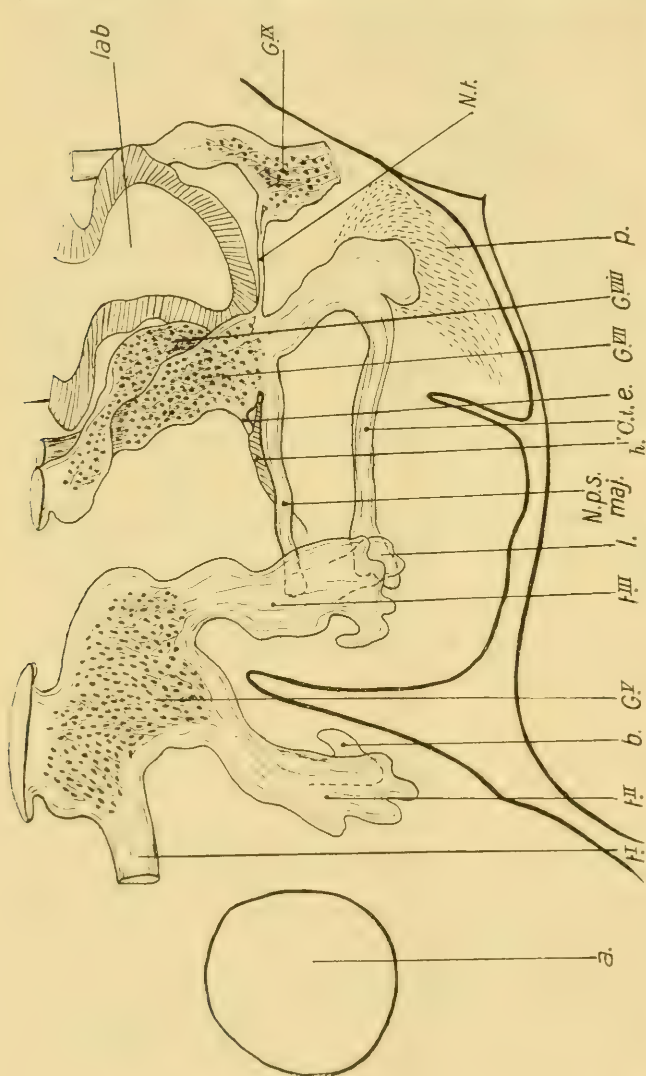


Fig. 27.

Menschlicher Embryo von 27—30 Tagen. 50fach vergrössert. Sagittalprojektion aus frontalen Schnitten konstruiert. a Auge. G^{V} Ganglion trigemini. t^{I}, t^{II}, t^{III} R. primus, secundus und tertius N. trigemini. b. Verbindungsast des R. II. N. trigemini mit N. petrosus superf. maj. l. N. lingualis. C. t. Chorda tympani. N. p. s. maj. N. petrosus superficialis major. G^{VII} Ganglion geniculi. G^{VIII} Ganglion acusticum. P. Die Anlage des Platysma. G^{IX} Ganglion glossopharyngei. Lab. Labyrinth. N. t. N. tympanicus. e. N. epibranchialis. h. Hyomandibularfurche.

ist, geht der Hauptstamm ventralwärts zum zweiten Schlundbogen und endet fächerförmig verbreitert in dem Muskelblastem, aus dem die gesamte Facialismuskulatur hervorgeht. Dieses

Muskelblastem besteht aus einem schmalen intensiv gefärbten Zellhaufen, der medial mit dem skeletogenen Gewebe des Zungenbeinbogens zusammenhängt. (Vergl. Textfigur 1). Dieses Muskelblastem bildet eine vollkommen einheitliche Masse.

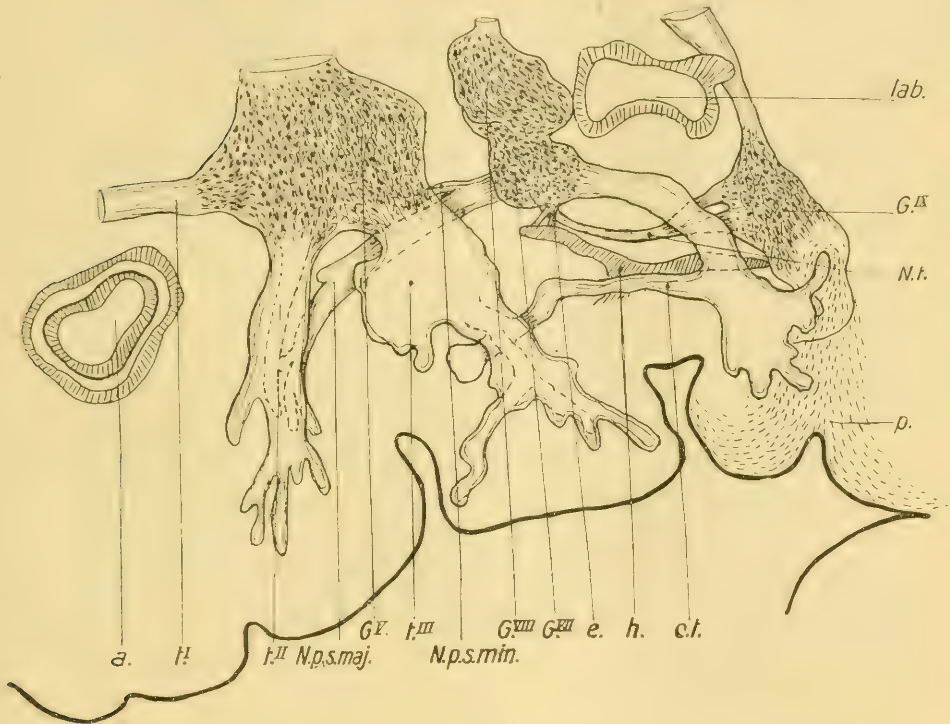


Fig. 2.

Menschlicher Embryo von 31—34 Tagen. Sagittalprojektion aus Sagittalschnitten konstruiert. 38fach vergrössert. Erklärung wie Fig. 27. N. p. s. min. N. petrosus superficialis minor.

Bei einem 31–34 Tage alten Embryo (His Normentafel, Fig. 17) ist der N. facialis insofern weiter differentiert, als der N. petrosus superf. major einen kleinen Ast zur ventral-aboralen Seite des Ganglion Trigemini hinschickt und der R. epibranchialis aboral verschoben, zwei kleine Ästchen besitzt. Der vom Ganglion des N. glossopharyngeus oralwärts ziehende Ast hat jetzt

zwei Wurzeln und endet an der Ursprungsstelle des N. petrosus superficialis major. Über die Chorda tympani ist nichts neues zu sagen, nur ist die Verbindung ihres oralen Endes mit dem Trigeminus deutlicher geworden.

Der Hauptstamm des Facialis endet stärker verbreitert in seinem Muskelblastem. (Vergl. Textfigur 2, die eine Sagittalprojektion dieses Embryo darstellt.)

Das Muskelblastem in diesem Stadium des Facialis ist voluminöser geworden. Es hat sich nicht nur ventralwärts, sondern auch dorsalwärts und aboralwärts ausgebreitet. Diese aborale Ausbreitung wird zweifellos erreicht durch die Entstehung jenes kleinen Fortsatzes am zweiten Schlundbogen, der von Rathke und Rabl mit dem Kiemendeckel niederer Wirbeltiere verglichen ist. So wird der Facialismuskulatur der Weg zur oberen Schultergegend geebnet. Damit stimmt überein, dass bei diesem Embryo die zweite Schlundspalte von aussen nicht mehr deutlich ist, trotzdem der zweite Schlundbogen, der durch Einkerbungen in drei getrennte Höcker zerfallen ist, noch wohl zu erkennen ist. So leitet sich die Bildung des Halses ein, der allmählich an Länge gewinnt. Die Facialismuskulatur hat damit das Gebiet des zweiten Schlundbogens verlassen und reicht fast bis zur oberen Schultergegend.

Bei einem 35—36 Tage alten menschlichen Embryo (fast entsprechend der Fig. 18 von His) ist über den N. facialis nach Abgabe der Chorda tympani zu bemerken, dass er in drei Äste zerfällt. Ein dünner Ast geht in das medialwärts sich anhäufende, dicht gedrängte Muskelblastemgewebe und ist als N. stylohyoideus zu erkennen, wie sich aus der Betrachtung älterer Stadien ergiebt. Dieses Blastemgewebe, welches vorn medial über den vorderen Abschnitt des Reichertschen Knorpels gegen die Zungenwurzel und oben lateral dicht neben an der hinteren lateralen Seite des oberen Teiles desselben Knorpels und N. facialis gegen die Gehörkapsel zieht, liegt hinten und lateral von

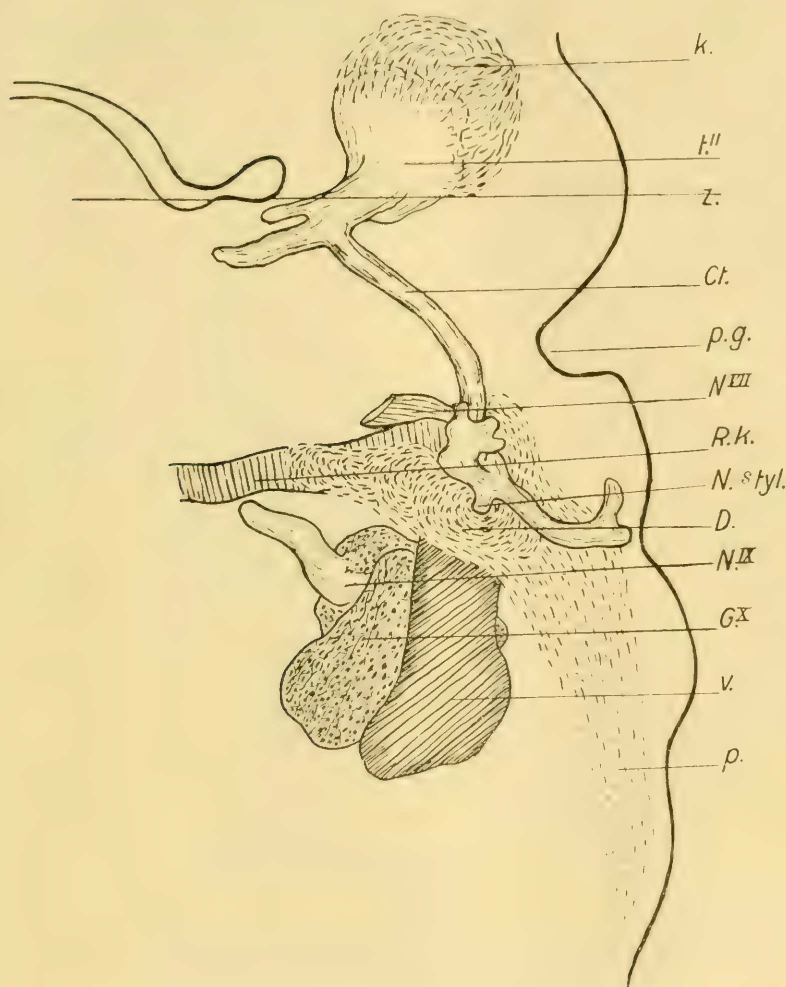


Fig. 3.

Menschlicher Embryo von 35--36 Tagen. Frontalschnitt durch die Abgangsstelle des N. styloideus. 45 fach vergrössert. k. Kaumuskulaturanlage. t^{II} R. secundus n. trigemini. z. Zunge. p. g. Primäre Gehörgrube. c. t. Chorda tympani. N^{VII} N. facialis. R. K. Reichertscher Knorpel. N. styl. N. styloideus. D. Gemeinschaftliche Anlage für M. digastricus, stylohyoideus und stapedius. N^{IX} N. und Ganglion glossopharyng. G^{X} Ganglion Vagi. v. Kopfvene. p. Die Anlage des Platysma.

der Anlage des Reichertschen Knorpels; es ist offenbar die Anlage für den Musculus stylohyoideus, biventer und stapedius.

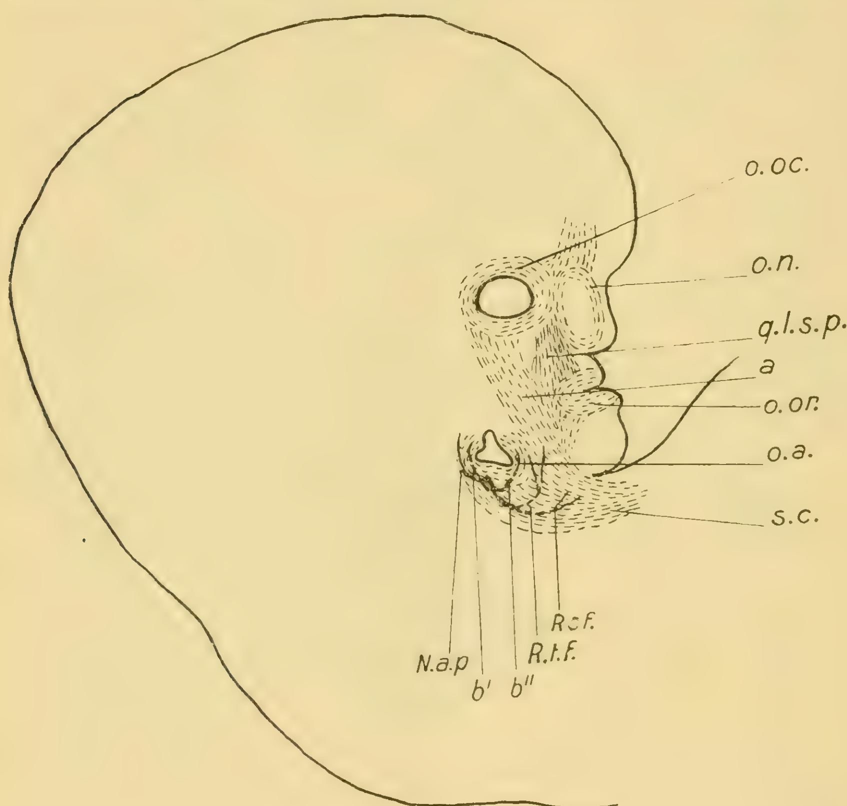


Fig. 4. A.

Menschlicher Embryo von 6 Wochen. Sagittalprojektion aus frontalen Schnitten konstruiert. 20fach vergrössert. A. Tiefe Schicht.

o. oc. Orbicularis oculi. o. n. Orbicularis nasi. q. l. s. p. Die Anlage des M. quadratus labii superior proprius. a. Der zur unteren lateralen Seite des Auges ziehende Teil des Sphincter colli. o. or. Orbicularis oris. O. a. Orbicularis auriculae. N. a. p. Nervus auricularis posterior. b' und b'' Die zur hinteren, bezw. vorderen Fläche des Ohres ziehenden Facialisäste. R. t. f. R. temporo-facialis. R. c. f. R. cervico-facialis. s. c. Sphincter colli.

Die beiden anderen Äste des Facialis sind wesentlich stärker. Einer geht in die Postaurikulargegend, also nach hinten um die

Anlage des äusseren Gehörganges herum und ist der spätere R. auricularis posterior. Der andere starke Ast teilt sich nach kurzem Verlaufe in drei kleine kurze Äste, die wahrscheinlich dem R. temporalis, maxillaris und cervicofacialis der definitiven Nerven entsprechen.

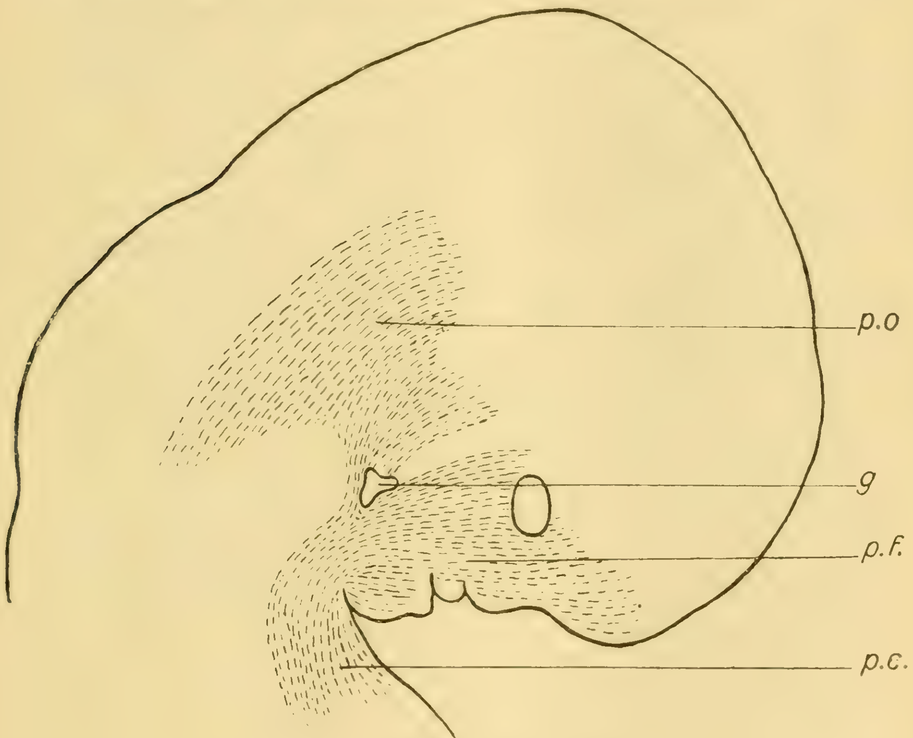


Fig. 4. B.

B. Oberflächliche Schicht der Platysmamuskulatur.

p. o. Platysma occipitale. g. Gehörgrube. p. f. Platysma faciei. p. c. Platysma colli.

Von dem Muskelblastem, dessen einer Teil soeben beschrieben wurde, erstreckt sich im Gebiet des zweiten Schlundbogens eine dünne Platte nach unten, die als die Anlage des Platysma zu erkennen ist, das sich noch ausschliesslich auf die eigentliche Halsgegend beschränkt.

Der nächste ältere Embryo entspricht der Figur 21, von His, ist also ungefähr sechs Wochen alt. Bei ihm ist nun die bemerkenswerte Thatsache zu konstatieren, dass der Teil des Facialismuskelblastems, der als Anlage des Platysma bezeichnet wurde, über das Gebiet des zweiten Schlundbogens sich nach oben kopfwärts ausdehnt. Die Verbreiterung kaudalwärts ist insofern zu konstatieren als das distale Ende der Anlage sich mit dem der anderen Seite zu vereinen beginnt und an die Gegend des Brustbeines und des Schultergürtels heranreicht.

Die Ausdehnung der Muskelanlage kopfwärts geht auf zwei Wegen vor sich, die durch die Anlage des äusseren Ohres getrennt werden. Damit ist eine Occipitalportion und eine Gesichtsportion des Platysma abgeteilt. Der Occipitalteil, aus dem, wie sich weiterhin ergeben wird, der M. occipitalis, auricularis posterior, transversus nuchae, transversus und obliquus auriculae entstehen, bildet in diesem Stadium noch eine kontinuierliche Membran, die hinten mit dem die Nackenfascie liefernden Gewebe verbunden ist, während die Verbindung mit dem Gesichtsteil und dem Occipitalteil der anderen Seite noch nicht hergestellt ist. Der Zusammenhang, der sich im ausgebildeten Zustand zwischen diesen beiden Portionen des Platysma finden kann, muss demnach ein sekundärer sein.

Über den Gesichtsteil des Platysma ist zu sagen, dass er sich am oberen Teile des Halses in zwei Schichten gliedert, von denen die oberflächlichere sich schwächer mit Farbstoffen tingiert, während die tiefere die durch ein Kapillarnetz nicht immer ganz scharf von der oberflächlichen Lage getrennt ist, die Farbstoffe intensiver annimmt.

Man darf wohl glauben, dass die tiefe Lage mit dem bei Halbaffen vorkommenden Sphincter colli zu vergleichen ist, wenn auch ihr Faserverlauf beim menschlichen Embryo nicht deutlich zu erkennen ist. Deswegen soll diese tiefe Schicht des Platysma weiterhin als Sphincter colli bezeichnet werden. Dieser lässt sich

nun über den Unterkieferrand bis zur Stirngegend verfolgen. Er umzieht mit Muskelbildungszellen die Ohröffnung, die Augenöffnung, die Mundspalte, und die Nasenkapsel, so dass er die Anlage der dort später befindlichen Sphinkteren zu sein scheint. Der um den Bulbus liegende Muskelabschnitt hängt, wie mit den soeben genannten Gesichtsgegenden, durch besonders deutliche Fasermassen mit der Gegend der Oberlippe zusammen, so dass diese Portion schon als Anlage des M. quadratus labii superior. bezeichnet werden kann, und entspricht dem bei Halbaffen bekannten Musculus maxillolabialis. Von den Muskelanlagen, die oberhalb von der Augenöffnung und der Nasenöffnung liegen, gehen Zellmassen in die Stirngegend hinein. Jedoch ist dieses nicht die Anlage des definitiven M. frontalis, obgleich dieser an derselben Stelle liegt, denn der definitive Muskel wird von der oberflächlichen Schicht des Platysma geliefert und jene tiefe Lage scheint sich vollkommen zurückzubilden (Fig. 4a).

Der nach der Oberlippe ziehende Teil des M. sphincter colli setzt sich auch auf den medialen Rand des Oberkieferfortsatzes fort und bildet das Material für die Mm. levator veli palatini und (azygos) uvulae.

Der oberflächliche Teil der Platysmaanlage, der Platysma faciei genannt werden soll, geht über den Unterkieferrand und die Wange nach der Stirn-, Augen- und Schläfengegend, während der vorderste Teil zu der Unterlippe zieht. Am Mundwinkel sind beide Schichten schwer voneinander zu trennen. Nach oben von dieser Stelle ist die oberflächliche Lage streckenweise gar nicht deutlich, sondern man sieht nur das Kapillarnetz, auf dem sonst die oberflächliche Muskelschicht liegt, und an dem sich entlang offenbar die oberflächliche Schicht ausdehnt (Fig. 4b).

Der N. facialis macht natürlich diese Wanderungen des Muskelblastem mit. Der R. auricularis posterior zieht um die Ohröffnung herum zum hinteren Abschnitt des Platysma, während der Hauptstamm unter dem Platysma faciei gelegen, den R. colli,

R. marginalis mandibulae und nach oben den R. temporo-facialis und endlich R. maxillaris abgiebt. Gleich nach seinem Austritte aus der Schädelhöhle entsendet der Facialis zwei Äste gegen das Ohr hin, die bei einem etwas jüngerem Embryo sich noch in zwei kleinere Zweige teilen.

Die kausalen Momente für die nun beginnende Differenzierung der Gesichtsmuskulatur liegen in der Fortbildung oder Rückbildung einzelner Teile des Platysma, wie dies Ruge in seinen Studien über die vergleichende Anatomie der Gesichtsmuskeln ausgeführt hat. Als wichtige Momente für die partielle Fortbildung hat er erstens angegeben, dass der Muskel mit neuen Teilen in Beziehung tritt; solche sind die mit den Gesichtsöffnungen, wobei sich Muskelbündel von ihrem gemeinsamen Mutterboden, dem Platysma, abtrennen können. So wird durch gesteigerte Inanspruchnahme ihre morphologische Selbständigkeit erzeugt, wie es an den hinteren Ohrmuskeln und M. occipitalis zu demonstrieren ist. Hier ist, wie gezeigt wurde, auch ontogenetisch ein gemeinsames Blastem vorhanden, das allmählich jene Differenzierung durchmacht. Als weiteren wichtigen Punkt stellt Ruge die Spaltenbildung in dem Muskel hin, indem sich einzelne Partien zurückbilden können, und so sich die Spalten zwischen Muskelindividuen erzeugen. Auch eine Schichtenbildung ist durch die funktionelle Differenzierung zu erklären. So können die Muskeln, die ihren Ursprung unverändert bewahren, an ihren Angriffspunkten Umbildung erfahren, wie zum Beispiel der M. auricularis posterior durch seinen Ansatz an der Ohrmuschel. Oder es kann dadurch die Besonderheit entstehen, dass ein Muskel, der ursprünglich kontinuierlich über einen Knochenvorsprung hinweglief, durch Gewinnung von Ansatz an diesen Knochen in zwei Teile zerfällt, wie dies bei dem M. quad. labii inferior. zu bemerken ist. Auch die mächtige Entwickelung der Schädelkapsel muss zur Trennung ursprünglich einheitlicher Muskelmassen vergleichend-anatomisch

in Betracht kommen. Für die Rückbildung von Muskelbündeln kann der teilweise oder gänzliche Verlust ihrer Funktion in

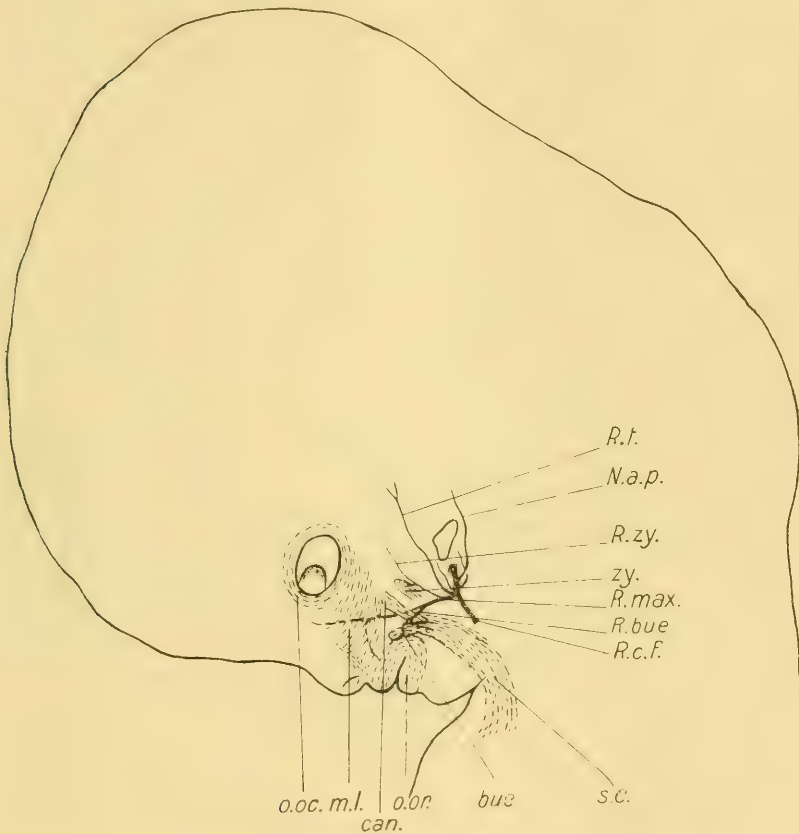


Fig. 5. A.

Menschlicher Embryo von 7 Wochen. Sagittalprojektion aus frontalen Schnitten konstruiert. 12fach vergrössert. A. Tiefere Schicht.

o. c. M. orbicularis oculi (aus Sphincter colli). m. l. M. maxillo-labialis. o. or. M. orbicularis oris. buc. buccinator. can. M. caninus. zy. M. zygomaticus. s. c. Sphincter colli. R. zy. R. zygomaticus. R. buc. R. buccinatorius. N. a. p. N. auricularis posterior. R. t. R. temporalis. R. c. f. R. cervico-facialis. R. max. R. maxillaris.

Anspruch genommen werden, so dass dann unter Umständen nur membranöse Teile zurückbleiben; dafür liefert die Fascia

temporalis superficialis ein Beispiel. Wir werden fernerhin sehen, inwieweit diese Ausführungen für uns von Wichtigkeit sind.

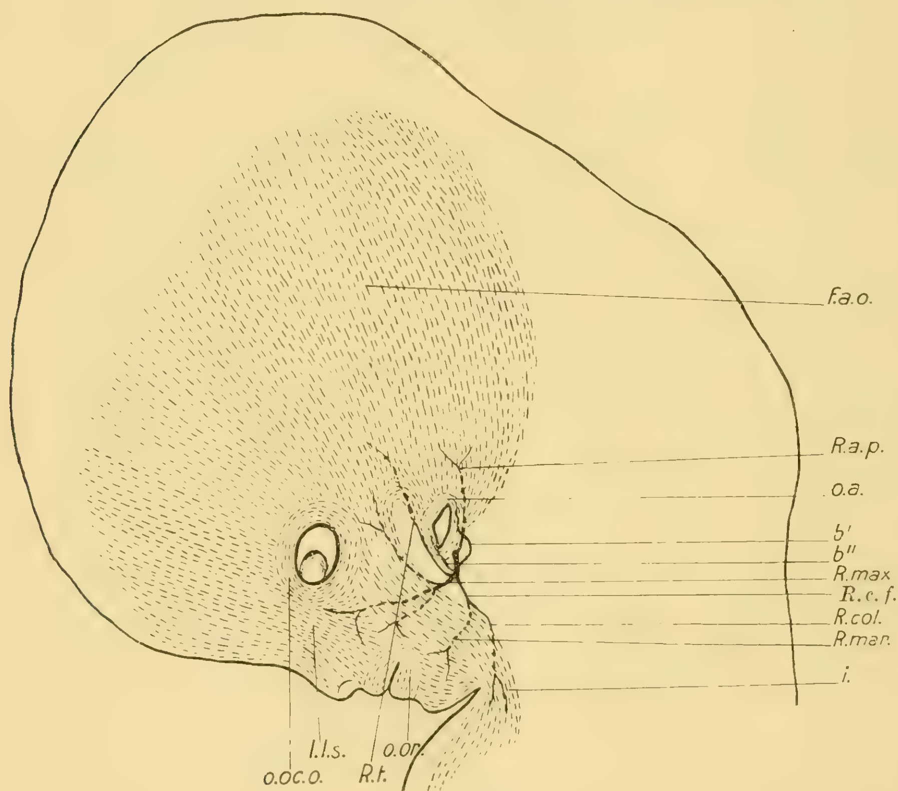


Fig. 5. B.
Oberflächliche Schicht.

F. a. o. M. fronto-auriculo-occipitalis. o. oc. o. M. orbicularis oculi (aus Platysma colli). R. t. R. temporalis. l. l. s. M. levator labi superior proprius (alaeque nasi). O. or. Orbicnlaris oris. R. max. R. maxillaris. R. mar. R. marginalis. R. col. R. colli. R. c. f. R. cervico-facialis. b'' und b' Die zur vorderen bezw. hinteren Fläche des Ohres ziehenden Facialisäste. o. a. Orbicularis auriculae. R. a. p. R. auricularis posterior.

Bei einem 7 Wochen alten menschlichen Embryo (Fig. 5a u. 5b), dessen Rücken schon ziemlich gestreckt ist, sind die Augenlider als niedere Falten entwickelt und die Ohrmuschel ist gut zu

erkennen. Bei ihm ist das Platysma occipitale nach oben hin bedeutend verbreitert, so dass es mit dem der anderen Seite zusammenstösst. Auch ist nach oben von der Ohrmuschel eine Vereinigung mit dem Platysma faciei erfolgt. Sein unterer Teil dagegen ist rückgebildet, so dass seine Verbindung mit dem Platysma colli und der Fascia colli aufgehoben ist. Damit hängt zusammen, dass der bei Halbaffen gut entwickelte M. auriculolabialis inferior, der bei Menschen in der Anlage auch vorhanden ist, sich zurückbildet. Eine Abgliederung des M. auricularis posterior ist noch nicht erfolgt.

Das Platysma faciei, die oberflächliche Schicht, hat sich beträchtlich nach oben hin entwickelt. Die zur Unterlippe ziehenden Fasern bilden noch mit dem Platysma eine zusammenhängende Masse, wenn auch die Differenzierung der speziellen Unterlippenmuskeln, des M. mentalis und quadratus labii inferioris zu beginnen scheint. Der wohl entwickelte Sphincter oris gehört dem Sphincter colli an, ist aber mit dem Platysma faciei so inng verbunden, dass eine Trennung, wie schon gesagt, unmöglich ist. Um das Auge herum lassen die Fasern des Platysma faciei jetzt deutlich zirkuläre Züge erkennen, die dem Musculus orbicularis oculi angehören, der sich offenbar auf Kosten des ursprünglich allein vorhandenen Sphincter des Auges, der von dem tiefen Sphincter colli geliefert war, stark entwickelt hat. Von der medialen Seite des Orbicularis oculi strahlen Muskelfasern nach unten aus, die zum Teil zur Nase, zum Teil zum Mundwinkel hingehen. Ein Teil dieser Muskelfasern verbindet sich mit dem darunterliegenden M. maxillolabialis, der der tiefen Schicht angehört. Dies ist offenbar die Anlage für den späteren M. levator labii superioris et alae nasi. Der laterale Teil des Platysma faciei steigt über die Mundwinkel, Wange und laterale Seite des Auges empor, verbindet sich mit dem vorderen oberen Teil des Platysma occipitale und bildet zusammen mit dem frontalen Teil des Platysma faciei den bei

niederen Säugetieren vorkommenden M. fronto auriculo occipitalis. Der obere Rand dieses Muskels bildet eine nach oben konvexe Linie, an der das Muskelgewebe in das straffe Bindegewebe des Scheitels übergeht. Ein kleiner Teil des lateralen Abschnittes des Platysma faciei zieht von der Gegend des Mundwinkels

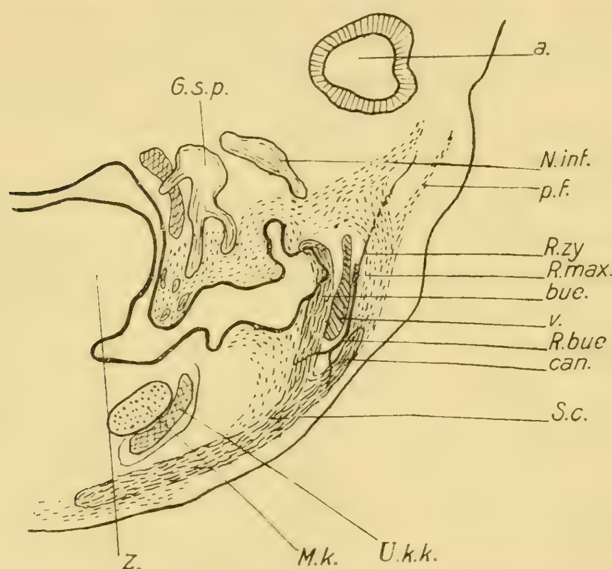


Fig. 6.

Derselbe menschliche Embryo wie Fig. 5. (Fig. 7 zeigt einen Schnitt, der etwas hinter diesem (Fig. 6) liegt. Frontalschnitt, 29 fach vergrössert.
a. Auge. N. inf. N. infraorbitalis. p. f. Platysma faciei. R. zy. R. zygomaticus. R. max. R. maxillaris. buc. M. buccinator. v. Vena facialis anterior. R. buc. R. buccinatorius. can. M. caninus. S. c. Sphincter colli. u. k. k. Unterkieferknochen. M. k. Meckelscher Knorpel. z. Zunge. G. s. p. Ganglion sphenopalatinum.

unter dem Auge zur vorderen oberen Seite des Ohres und ist so dem M. auriculo-labialis superior der Halbaffen zu vergleichen, wenn auch seine Abgrenzung natürlich nicht so scharf ist wie dort.

Auch die tiefe Schicht der Gesichtsmuskulatur des Sphincter colli beginnt sich jetzt zu differenzieren. Der Teil, der beim

sechswöchigen Embryo die ganze Wangengegend bedeckte, ist nicht mehr zu finden, hat sich also zurückgebildet. Dagegen ist der zwischen dem Auge und der Oberlippe liegende Teil des Sphincter colli durch neu erworbene Verbindung mit der Mundspalte und der Oberlippe weiter entwickelt. Der den M. orbicularis oculi bildende Teil ist ebenfalls zurückgebildet und sehr dünn geworden. Das gleiche trifft auch den Sphincter narium, dessen mediale Portion fast ganz verschwunden ist (Fig. 6). Dagegen hat sich der Teil dieser Muskelschicht, der über den Unterkieferrand zum lateralen Teil des Mundmuskels zieht, weiter entwickelt, indem er schon deutliche Muskelfasern aufweist, die am weitesten lateral sogar oberflächlich zu liegen kommen, also nicht durch das Platysma faciei bedeckt werden. Er teilt sich, nachdem zur Ober- und Unterlippe Fasern abgegangen sind, in zwei Zipfel, deren einer über den Mundwinkel und den Ductus parotideus nach vorn oben zieht, um am oberen Rande der Mundspalte zu enden, deren anderer oberflächlich zieht, den unteren lateralen Teil des ersten Zipfels bedeckt und in der Oberkiefergegend inseriert. Beide Zipfel sind durch ein starkes Gefäss (A. maxillaris ext.) von einander getrennt. Diese Zipfel müssen ihrer Lage nach die Anlagen des M. buccinator und des M. caninus sein. Man kann, nachdem was ältere Embryonen zeigen, sagen, dass der untere Teil des Sphincter colli, der von Platysma faciei bedeckt wird, sich später zurückbildet, während die oberen Zipfel durch Anheftung am Knochen gesteigerte Leistungsfähigkeiten erwerben, um dann, wie spätere Stadien zeigen, durch Festwachsen am Unterkieferrande den M. triangularis menti zu bilden. Ein Übergang der Fasern der Anlage des M. caninus zu denen der Anlage des M. triangularis menti lässt sich beim 8—9 Wochen alten Embryo erkennen, was mit den Verhältnissen bei Halbaffen gut übereinstimmt. Der untere Teil des M. sphincter colli konnte bei dem 7 wöchentlichen Embryo nicht genau verfolgt werden, da der Hals durch

geschnitten war. Wahrscheinlich erreichte er den Brustkorb nicht und er bildete sich später zurück, obgleich dies nicht direkt verfolgt werden konnte, da ein geeignetes Zwischenstadium nicht zu erlangen war.

Der nach oben vom Mundwinkel zwischen ihm und M. orbicularis oculi gelegene Teil des Sphincter gewinnt jetzt einen

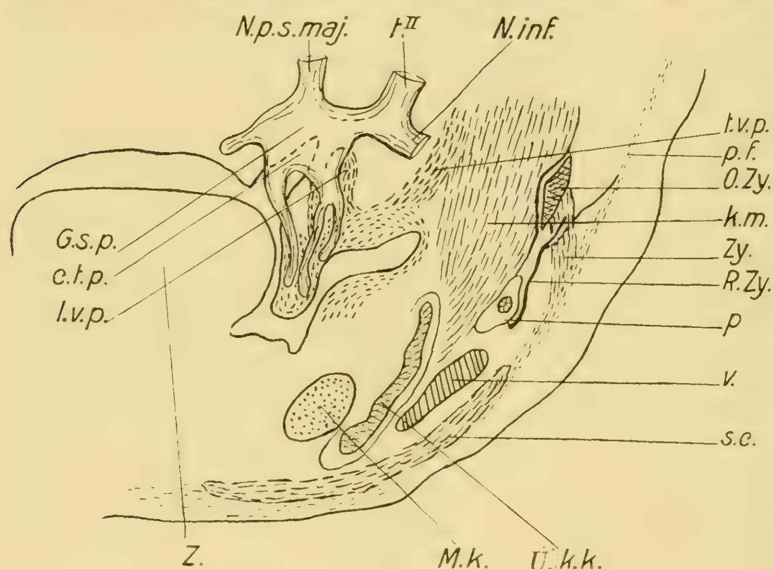


Fig. 7. (cf. Fig. 21.)

t. v. p. M. tensor veli palatini. p. f. Platysma faciei. O. zy. Os zygomaticum. k. m. Kaumuskulatur. zy. M. zygomaticus. R. zy. R. zygomaticus. p. Ausführungsgang der Parotisdrüsen. v. Vena facialis anterior. s. c. Sphincter colli. u. k. k. Unterkieferknochen. M. k. Meckelscher Knorpel. z. Zunge. l. v. p. M. levator veli-palatini. c. t. p. Canalis tubo-pharyngeus. G. s. p. Ganglion spheno-palatinum. N. s. p. maj. N. petrosus superficialis major. t[II], R. secundus N. trigemini. N. inf. N. infraorbitalis.

Ansatzpunkt am Oberkieferknochen und bildet so die Anlage des M. quadratus labii superioris proprius. Sein oberer medialer Teil ist in diesem Stadium vom M. orbicularis oculi getrennt und von dem M. levator labii superior alaeque nasi bedeckt. Einige Fasern dieses Teiles gehen medianwärts unter den M. levator labii superior. alaeque nasi hindurch zur unteren Seite der Nase.

Es findet sich bei diesem Embryo ein Muskelbündel, das am Os zygomaticum befestigt ist und gegen den Mundwinkel hinzieht; seine Differenzierung ist eben so weit fortgeschritten, wie die der Muskelfasern des eben erwähnten M. caninus und buccinator. Da die Differenzierung der Gesichtsmuskulatur früher in den tieferen Schichten als in den oberflächlichen Schichten und früher im unteren lateralen Teile als im oberen medialen beginnt und auch in späteren Stadien noch deutlich in dem Sinne ein Unterschied zu konstatieren ist, so gehört dieser Muskel, auch abgesehen von seiner Lage, zweifellos dem Sphincter colli an. Wir haben in diesem Muskelbündel die Anlage des M. zygomaticus vor uns. Nun hat allerdings Ruge diesen Muskel vom Platysma faciei abgeleitet und somit würde die ontogenetische Beobachtung nicht mit der vergleichend-anatomischen übereinstimmen. Es ist aber nach meinen Erfahrungen nicht vollkommen auszuschliessen, dass sich an der weiteren Entwickelung des M. zygomaticus auch einige Fasern des oberflächlichen Platysma faciei beteiligen, was aber natürlich sehr schwer direkt zu beobachten ist; trotzdem muss an der Herkunft des M. zygomaticus aus dem tiefen Sphincter colli festgehalten werden. Es würde dann der Ansatzteil des M. zygomaticus der einzige Rest des M. sphincter colli in jener lateralen Gesichtsgegend sein.

Der Sphincter narium und Ohrmuskulatur zeigen keine wesentliche Differenzierung.

Mit der Weiterbildung der Muskulatur hält die des N. facialis natürlich gleichen Schritt. Der R. cervico-facialis teilt sich nach dem kurzen Verlaufe in zwei Äste, einen R. marginalis mandibulae und einen R. colli. Der R. marginalis läuft unter dem Platysma faciei zur Kinngegend. Der R. colli verläuft an dem vorderen Rande des Musculus sterno cleido mastoideus zum Halsteil des Platysma. Der R. temporo-facialis teilt sich in die drei oberen, mittleren und unteren Äste, nachdem der R. tem-

poralis, der dicht vor dem Ohr und an der vorderen Grenze der Auricularportion des Musculus fronto-auriculo-occipitalis emporsteigt, gebildet wird; der obere Ast, R. zygomaticus, begiebt

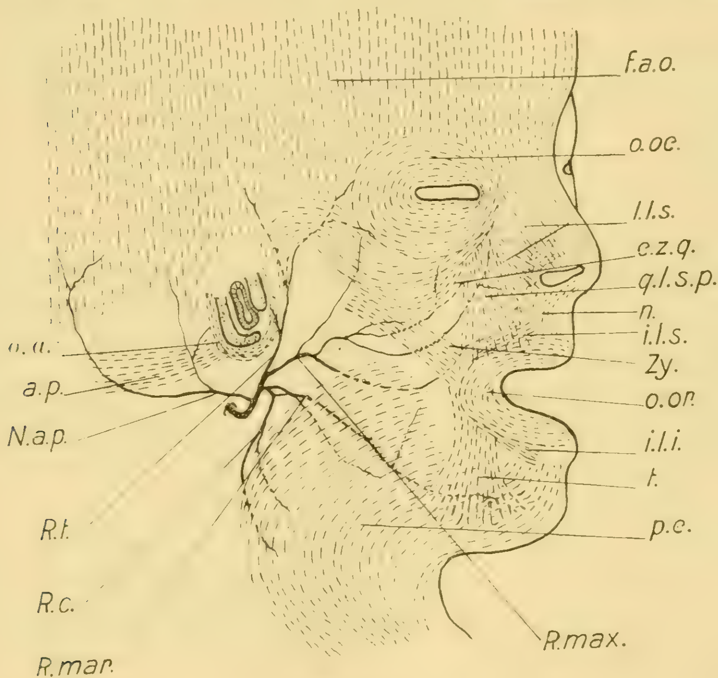


Fig. 8. A.

Menschlicher Embryo von 8—9 Wochen. Sagittalprojektion aus sagittalen Schnitten. 14fach vergrössert. Oberflächliche Schicht der Gesichtsmuskulatur. f. a. o. M. fronto-auriculo-occipitalis. o. oc. M. orbicularis oculi. l. l. s. M. levator labii superior alaeque nasi. q. l. s. p. M. quadratus labii superior proprius. n. M. nasalis. i. l. s. M. incisivus labii superior. o. or. M. orbicularis oris. c. z. q. Caput zygomaticum M. quadrati labii superioris. zy. M. zygomaticus. i. l. i. M. incisivus labii inferior. i. l. s. M. inc. l. s. t. M. triangularis. P. c. Platysma colli. a. p. M. auricularis posterior. o. a. Orbicularis auriculae. N. a. p. N. auricularis posterior. R. t. R. temporalis. R. c. R. colli. R. mar. R. marginalis mandibulae. R. max. R. maxillaris.

sich an der lateralen Seite des Os zygomaticum und am lateralen Rande des Platysma faciei zum lateralen unteren Teil des M. orbicularis oculi, um ihn und den M. zygomaticus zu versorgen. Der mittlere Ast zieht nach vorn durch den M. auriculo-labialis,

in den Gesichtsteil des Sphincter colli und giebt zwei Äste ab, die zum oberen Teil des M. orbicularis oris und unter den M. maxillo-labialis zum medialen Augenwinkel verlaufen. Ein

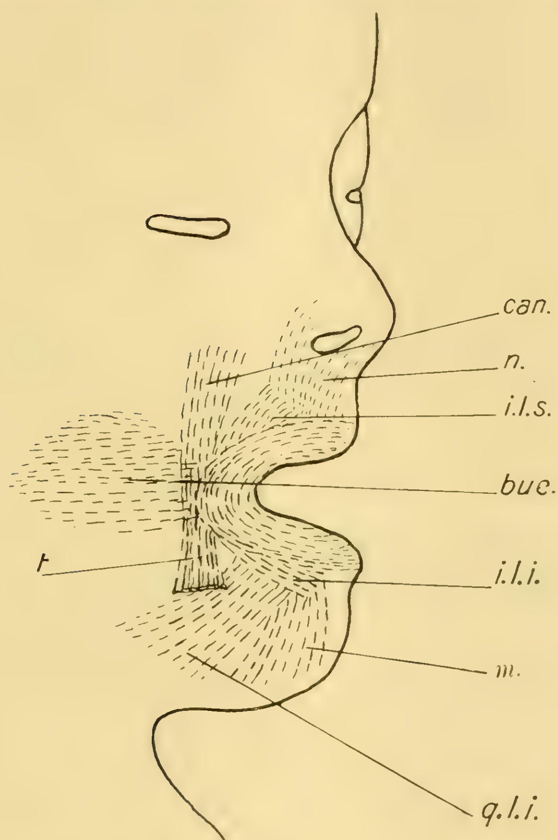


Fig. 8. B.

B. 14 fach vergrössert. Tiefe Schicht der Gesichtsmuskulatur. can. M. caninus. n. M. nasalis. i. l. s. M. incisivus labii superior. buc. M. buccinator. t. M. triangularis (abgeschnitten). i. l. i. M. incisivus labii inferior. q. l. i. M. quadratus labii inferior. m. M. mentalis.

unterer Ast geht unter den M. caninus zwischen ihn und dem M. buccinator, um diese beiden Muskeln zu versorgen. Von Plexusbildung ist nichts zu bemerken.

Bei einem Embryo, der 8—9 Wochen alt ist, sind die Gesichtsmuskeln schon sehr gut differenziert, wenn ihr Zusammenhang unter einander, entsprechend dem geschilderten Entwickelungsvorgang, auch noch inniger ist als im ausgebildeten Zustande. Nur der M. risorius und M. corrugator supercilii ist noch nicht zu erkennen; diese werden erst beim Embryo von 17 resp. 13 Wochen deutlich. Das Platysma occipitale zeigt eine Differenzierung des M. auricularis posterior und des M. occipitalis. Der M. auricularis posterior und M. transversus nuchae sind noch nicht getrennt; eben so wenig die kleinen Ohrmuskeln. Der M. fronto-auriculo-occipitalis bildet noch eine einheitliche Masse.

Wir besprechen im Folgenden die einzelnen Gesichtsmuskeln. Zuerst ist das Platysma myoides zu erwähnen.

Platysma myoides.

Das vom Hals aufsteigende Platysma kreuzt sich am Kinn mit dem der anderen Seite, wie dies schon beim sechswöchentlichen Embryo bemerkt worden ist. Der distale Teil des Platysma geht zur Brustbeingegend, erreicht aber noch nicht die erste Rippe, und reicht lateral bis in die Gegend des Schultergelenkes. Mit der Streckung und dem Wachstum der vorderen Halsgegend hängt natürlich auch die Verlängerung des Platysma zusammen. Das Platysma occipitale ist durch den schon vorher geschilderten Prozess von dem übrigen Platysma weiter getrennt. Ebenso wie beim Ewachsenen ist der untere Teil des Regio mediana colli frei von Muskulatur. Am Unterkieferrande ist noch keine sichere Anheftung am Knochen zu bemerken. Hier wie weiter distal ist kein Sphincter colli mehr vorhanden. Ebenso hat sich der früher beschriebene M. auriculo-labialis superior und inferior zurückgebildet; und zwar bildet sich der M. auriculo-labialis inferior früher zurück als der M. auriculo-labialis superior.

Während, wie eben gesagt, die Hauptmasse der Fasern des Platysma, die über den Kieferrand nach oben ziehen, keine Anhaftung am Knochen zeigt, haben doch einige tiefere Fasern diese Verbindung mit dem Knochen gewonnen und sich so zu einer selbständigen Muskelanlage entwickelt, aus der der M. quadratus labii inferioris und M. mentalis, die jetzt schon beide zu erkennen sind, hervorgehen.

M. orbicularis oculi, M. sphincter narium et auriculae, M. orbicularis oris.

Diese Muskeln haben, soweit sie vom Sphincter colli entstammen (s. oben), eine beträchtliche Rückbildung erfahren mit der Ausnahme des M. orbicularis oris, dessen tiefer Anteil sich auch weiterhin stärker entwickelt. Über die Ohrmuskulatur wird noch genaueres zusammenhängend gesagt werden.

Dass der M. orbicularis oris eine Ausnahmestellung hierin einnimmt, erklärt sich zweifellos aus seiner gesteigerten Inanspruchnahme für die Nahrungsaufnahme und in seiner innigen Beziehung zur Schleimhaut.

Der Sphincter narium, der an der medialen Seite des Auges von dem Antlitzteil des Sphincter colli entsteht, zieht sich entlang dem Ductus nasolacrimalis nach median-unten und gelangt um die untere Seite der Nasenkapsel herum zu ihrer medialen Seite. Seine Rückbildung fängt, wie schon früher erwähnt wurde, von der medialen Seite der Nasenkapsel an und schreitet um ihre untere Seite herum nach der lateralen Seite. Er ist bei diesem Embryo ganz zurückgebildet.

Dadurch, dass die zur Mundspalte gehörigen Teile des Sphincter colli Ansatzpunkte am Knochen gewinnen, differenzieren sich, wie schon früher im allgemeinen gesagt wurde, der M. caninus, M. incisivus labii superioris, M. nasalis und M. incisivus labii inferioris. Dieser M. nasalis ersetzt so wenigstens

teilweise den M. sphincter narium, der als Abkömmling des Sphincter colli zurückgebildet ist. Er zerfällt bei diesem Embryo in einen Teil, der zum Nasenflügel, und einen Teil, der zur Nasenscheidewand zieht.

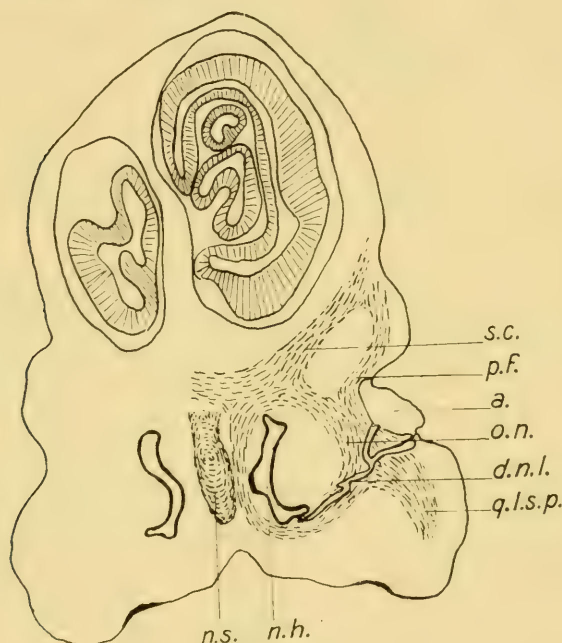


Fig. 9.

Menschlicher Embryo von 6 Wochen. Frontalschnitt durch die Gegend des Ductus nasolacrimalis. 28fach vergrössert. n. s. Nasenscheidewand. n. h. Nasenhöhle. s. c. Oberster Teil der tieferen Schicht des Sphincter colli. p. f. Frontalteil des Platysma faciei. a. Mediale Seite des Auges. o. n. M. orbicularis nasi. d. n. l. Ductus naso-lacrimalis. q. l. s. p. Die Anlage des M. quadratus labii superior proprius.

Der bislang vorhandene, wenn auch schon reduzierte, tiefe M. orbicularis oculi ist jetzt ganz verschwunden und ist durch den oberflächlichen Muskel, der vom Platysma faciei abstammt, vollständig ersetzt. Dieser wächst in die sich allmählich erhebenden Augenlider hinein.

Der beim Embryo von 8—9 Wochen um das Ohr herum einen vollständigen Ring bildende Sphincter auriculae hat sich fast vollständig zurückgebildet bis auf den M. tragicus und M. antitragicus. Der M. helicis major und minor wird wahrscheinlich zuerst vom Sphincter colli gebildet, dann aber durch Platysma faciei ersetzt. Der Ansicht von Ruge, dass diese Muskeln vom Platysma faciei allein gebildet werden, kann ich mich nach den

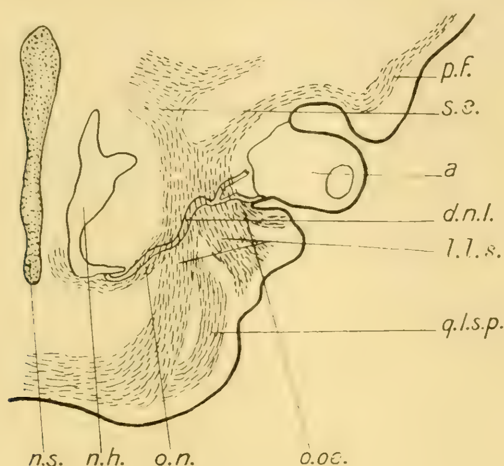


Fig. 10.

Menschlicher Embryo von 7 Wochen. Frontalschnitt durch die gleiche Gegend wie Fig. 9. 25 fach vergrössert. Erklärung wie Fig. 9. o. oc. M. orbicularis oculi. l. l. s. M. levator labii super. alaeque nasi.

entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen nicht anschliessen. Die bei niederen Tieren vorkommenden Sphinkteren des Gesichtes, speziell des Auges und der Nase, können, da jene noch kein Platysma besitzen, denen des Menschen nicht homolog sein, wenn sie ihnen natürlich auch homodynam sind.

M. triangularis.

Froriep sagt: „Setzt sich der gekreuzte M. subcutaneus colli aber am Unterkiefer fest, um genau in der Linie seiner Inser-

tion den Triangularis entspringen zu lassen, so ist mit dieser Anordnung eine Übergangsform gegeben zwischen den neuen Varietäten, bei welchen die oberflächlichen Fasern keine Unterbrechung erleiden, und der sogenannten normalen Gestaltung, bei welcher die Verbindung zwischen Subcutaneus colli und triangularis ganz gefallen und nur der obere ausschliesslich vom Knochen seinen Ursprung nehmende Teil geblieben ist.“ Die vergleichend-anatomischen Untersuchungen leiten diesen Muskel aus dem Sphincter colli ab, indem er als Fortsetzung des M. caninus eine Spalte der oberflächlichen Platysmaschicht durchsetzt, um sich dann am Unterkiefer zu befestigen. Die entwickelungsgeschichtliche Betrachtung zeigt nun eine Übereinstimmung mit den Ergebnissen der vergleichenden Anatomie, da der M. caninus mit dem M. triangularis sicher zusammengehört und vom Sphincter colli abzuleiten ist. Ein Musculus transversus menti ist bei diesem Embryo noch nicht vorhanden, jedoch schon bei einem 9 Wochen alten. Er entsteht also ziemlich spät aus abirrenden Bündeln des M. triangularis.

M. risorius.

Froriep hatte über diesen Muskel gesagt: „Wir werden .... den Risorius nicht mehr für einen queren Kopf des M. triangularis halten können, wie es Henle thut, sondern er wird sich uns als der allein zur Entwickelung gelangte Teil der transversalen Hautmuskelschicht darstellen. Der Vorstellung von der idealen Existenz dieser Schicht bedient sich Henle selbst bereits bei der Aufstellung seines Schemas für die Gesichtsmuskulatur“ (a. a. O., S. 141). Nach Henle, Gegenbaur ist der Muskel von dem lateralen Teile des M. triangularis gebildet. Henle sagte: „Wenn sie (M. risorii) sich nicht in ihrer ganzen Länge an den oberen Rand des M. triangularis anschliessen, so verbinden sie sich doch an der Mundwinkel-

insertion mit ihm und verhalten sich wie ein querer Kopf desselben“.

Die embryologische Untersuchung zeigt, dass der Muskel beim Embryo von 13 Wochen noch nicht gebildet ist. Beim

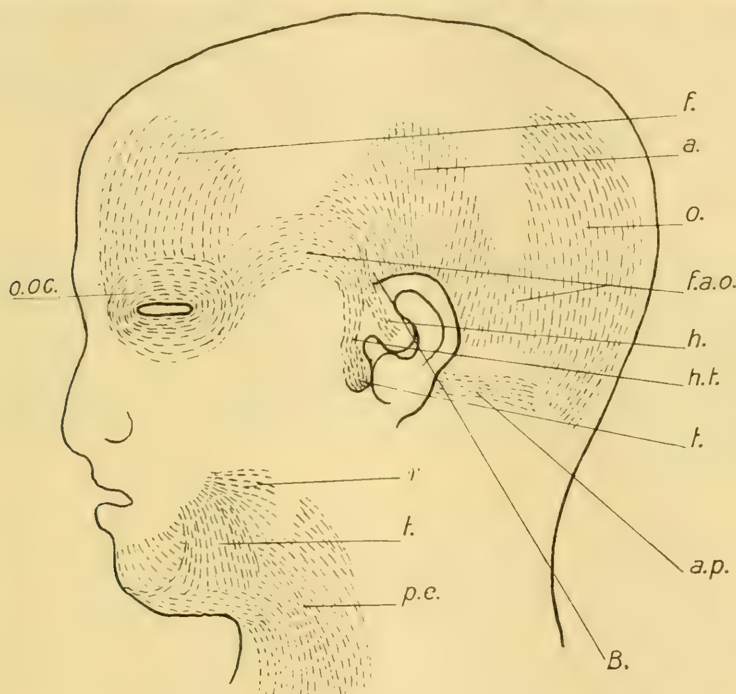


Fig. 11.

Menschlicher Embryo von 17 Wochen. Sagittalprojektion aus frontalen Schnitten. f. M. frontalis. a. M. auricularis. o. M. occipitalis. f. a. o. Der noch nicht zurückgebildete Teil des M. fronto-auriculo-occipitalis. h. M. helicis. h. t. M. helicotragicus. t. N. tragicus. a. p. M. auricularis posterior. B. Die Trennungsstelle der Mm. auricularis anterior und superior. r. M. risorius. p. c. Platysma colli. t. M. triangularis. o. oc. M. orbicularis oculi.

Embryo von 17 Wochen sah ich ein schmales Muskelbündelchen, das in ziemlich transversalem Verlaufe auf der Fascia masseterica und am oberen Teil als oberer Rand des Platysma faciei gegen den Mundwinkel zieht. Sein unterer Rand geht ohne Grenze in die Fasern des Musculus triangularis über, der ober-

flächlich mit den Fasern des Platysma myoides kreuzend nach unten zieht (cf. Fig. 20). Es ist dieses Bündel nicht nur am Mundwinkel, sondern auch in seiner ganzen Ausdehnung dem Musculus triangularis angeschlossen. Dass dieses Muskelbündel eben der Musculus risorius ist, kann nicht zweifelhaft sein, ebensowenig wie seine Abgliederung vom Musculus triangularis. Allmählich tritt eine Verstärkung des Risorius ein und zugleich ine schärfere Trennung von dem M. triangularis.

M. zygomaticus.

Dieser Muskel hat sich bei einem Embryo von 8—9 Wochen weiter entwickelt, er hat nach vorn abwärts ziehend fast den Mundwinkel erreicht, wo er sich mit den Fasern des Musculus canino-triangularis teilweise kreuzt. Dass er von der tiefen Schicht des Platysma wahrscheinlich abzuleiten ist, wurde schon vorher gesagt.

M. quadratus labii superioris.

Über seine Entwickelung ist zu sagen, dass sein medialer und lateraler Teil (Caput angulare und zygomaticum) aus Platysma faciei, der mittlere Teil (Caput infraorbitale oder M. quadratus labii superioris proprius) aus der tiefen Schicht, dem Sphincter colli abzuleiten ist. Man findet bei stark entwickelter Gesichtsmuskulatur nicht selten, dass die Zwischenräume zwischen den Zacken durch Fasern ausgefüllt sind, so dass hier eine einheitliche Muskelplatte entsteht. Diese Verbindung ist aber keine primäre, sondern eine sekundäre, wie die Ontogonie sicher erweist.

Der vom medialen Teil des Orbicularis oculi entstehende Abschnitt ist vergleichend-anatomisch einem Teil des Musculus levator labii superioris alaequae nasi der Halbaffen homolog. Nach Ruge leitet sich dieser Muskel von den Fasern des Orbicularis oculi ab, die auf dem unteren Augenlide liegen. Beim

menschlichen Embryo von 8—9 Wochen stellt er eine ziemlich kräftig entwickelte Muskelplatte dar, die zwischen den beiden Augen liegt und die stirnwärts am medialen Augenwinkel vorbei in die Fasern des Musculus frontalis direkt übergeht. Nach unten verbreitert sie sich allmählich und bedeckt mit dem gleichnamigen der anderen Seite vereinigt, den ganzen Nasenrücken. In der Mitte des Nasenrückens teilt sie sich in zwei Teile; der mediale Abschnitt läuft zum Nasenflügel, während der laterale Teil den Musculus quadratus labii superioris proprius medial bedeckt und in der Haut der Seitenteile des Nasenflügels und der lateral von ihm gelegenen Hautteile inseriert.

Das Caput infraorbitale (Musculus quadratus labii superioris proprius) leitet sich von der tiefen Schicht des Platysma ab, die über den Kieferrand zum Antlitz tritt, aus dem Teil, der dem Depressor tarsi der Halbaffen entspricht. Der Muskel verläuft unter dem hinteren Teil des Musculus auriculo-labialis superior, medial aufwärts, um in der Lücke zwischen diesem, dem Orbicularis oculi und dem Levator labii superioris alaequae nasi zur Haut des unteren Augenlides zu gelangen. Er ist bei diesem Embryo an den Körper des Oberkieferknochens festgewachsen; über das Foramen infraorbitale reicht der Muskel ein wenig lateral hinaus. Seine Fasern enden in der Haut des Nasenflügels und der Oberlippe. Ein kleines schwaches Muskelbündel geht von seinem unteren medialen Teile, bedeckt vom M. levator labii superioris alaequae nasi zum oberen Rande des Nasenflügels.

Das Caput zygomaticum (Musculus zygomaticus minor) ist ein Teil des Platysma faciei, das an dem Tuber zygomaticum geheftet, so einen neuen Angriffspunkt erwarb und dadurch gesteigert funktionieren konnte, um dann schliesslich durch die Isolierung von der Umgebung eine morphologische Selbständigkeit zu erlangen. Beim Embryo von 8—9 Wochen ist er an seinem Ursprung mit dem Musculus zygomaticus und mit dem

am Tuber zygomaticum ansetzenden Teile des Orbicularis oculi (Pars orbito-malaris) in Zusammenhang, während er von seinem Ursprung medianwärts ziehend sich wieder im Orbicularis oculi und im oberen Teil des M. quadratus labii superioris proprius verliert. Dies muss als eine sekundäre Verwachsung aufgefasst werden, wenn meine Ansicht, dass der Musculus zygomaticus vom Sphincter colli abstammt, zu recht besteht. Bei einem etwas älteren Embryo ist der peripherische Teil des Musculus vom Orbicularis oculi getrennt, und zieht oberflächlich nach vorn unten gegen die Oberlippe, bedeckt den unteren Teil des M. quadratus labii superioris proprius, und endet neben diesem an der Oberlippe. Durch aberrierende Fasern ist er mit dem Orbicularis oculi in Zusammenhang. Daraus kann man entnehmen, dass das Caput zygomaticum anfangs als ein Teil des Orbicularis oculi resp. des Orbitomalaris gebildet wird, später aber durch die Rückbildung der intermediären Fasern von seinem Mutterboden abgetrennt wird und sekundär mit dem Musculus quadratus labii superioris proprius in Zusammenhang kommt.

M. caninus.

Dieser Muskel hat jetzt fast seinen definitiven Zustand erreicht. Er entspringt von der Fossa maxillaris unterhalb des Foramen infraorbitale, bedeckt vom Musculus quadratus labii superioris proprius. Die aus dem Foramen infraorbitale hervortretenden Gefässe und Nerven trennen beide Muskeln. Nahe bei seiner Insertion kommt er zwischen dem lateralen Rande des Musculus quadratus labii superioris proprius und dem M. zygomaticus zur Oberfläche, wo er sich dann in Fasern des M. triangularis fortsetzt. Wie Henle beim Erwachsenen beschreibt, findet sich auch bei diesem Embryo von 8—9 Wochen eine kleine, sehr schwache Zacke, die vom Processus frontalis des Oberkiefers entspringt und an einem Jugum alveolare des Oberkiefers endet. Dort ist ihre Insertion mit dem M. incisivus und orbicularis oris

verbunden. Bei Embryonen, die 13, 20 und 22 Wochen alt sind, scheint sich diese Zacke von dem M. caninus getrennt zu haben und hat Beziehungen zu dem M. nasalis gewonnen. Ob sie beim Erwachsenen, wie Henle angegeben hat, mit dem M. caninus verbunden ist, kann ich nicht bestimmt sagen.

M. mentalis und quadratus labii inferioris.

Diese von der tiefen Schicht des Platysma faciei abstammenden Muskel sind bei diesem Embryo am Unterkiefer festgewachsen, so selbständig geworden und haben sich stark ausgebildet. Die Muskelfasern des Mentalis haben anfangs einen abwärts gerichteten Verlauf, weichen dann gegen das Kinn medianwärts ab und erhalten allmählich einen transversalen Verlauf unter der Vermehrung der Fasermenge. Bei diesem Embryo verläuft er von seinem Ursprung am Jugum alveolare gegen die Kinnhaut, um wie das Platysma selbst wieder funktionelle Beziehung zur Oberfläche zu gewinnen, während die medialen Fasern nach vorn unten, die mittleren nach unten und die lateralen nach unten lateral verlaufen. Eine Verbindung mit dem Muskel der anderen Seite hat noch nicht stattgefunden, erst in der 13. Fetalwoche findet sich diese. Das Platysma liegt an seinem Ursprung über dem Muskel, sein Ende jedoch liegt im gleichen Niveau mit dem Muskel, was aber als spätere Erwerbung aufzufassen ist, da seine Existenz als tiefe Muskelschicht zweifellos ist.

Der M. quadratus labii inferioris, der auch vom tiefen Teil des Platysma faciei stammt, ist lateral vom M. triangularis bedeckt, während sein medialer Teil noch nicht vollständig vom M. mentalis getrennt ist. Die Muskelfasern verlaufen an ihrem Ursprung in der Richtung des Platysma und endigen in der Nähe der Unterlippe. Wie Henle beim Erwachsenen beschreibt, findet sich auch bei diesem Embryo eine schwache Zacke, die von dem zum Mundwinkel ziehenden Teil dieses Muskels zum Buccinator verläuft.

M. incisivus labii superioris et inferioris.

Diese beiden Muskel entstehen aus den Teilen des Orbicularis oris, die wie der Caninus ihren kreisförmigen Verlauf aufgegeben haben und auf den alveolären Rändern der Kiefer eine Anhaftungsstelle erworben haben. Als die Abkömmlinge des Sphincter colli also, entspringen sie bei diesem Embryo dicht über den alveolaren Rändern zwischen Schneide- und Eckzahn, um sich in der Nähe des Mundwinkels in den Fasern des Orbicularis oris zu verlieren.

M. buccinator.

Dieser der Schleimhaut der Wange dicht anliegende Muskel stammt von dem Teil des Sphincter colli, der zwischen seinem Ober- und Unterlippenteil liegt. Er kommt im Laufe der Entwickelung bei der Verkleinerung der Mundspalte in der Tiefe der Wange zu liegen. Damit hängt zweifellos die Verlaufsrichtung seiner Fasern zusammen, die im oberen Teil nach abwärts im unteren aufwärts geneigt gehen. Mit dem Vorrücken der Muskelfasern medianwärts wird der Ausführungsgang der Glandula parotis, der ursprünglich ganz dicht am Mundwinkel lag, und bei der Verkleinerung der Mundspalte scheinbar nach hinten verlagert wurde, von den Fasern umwachsen.

M. nasalis.

Der M. nasalis ist ein aufwärts abgewichener Teil des M. orbicularis oris. Sein Ursprung ist mit dem des M. incisivus und mit dem medialen Teil des M. orbicularis oris verbunden. Der bei diesem Embryo (8.—9. Woche) noch eine vollkommen einheitliche Platte bildende Muskel verläuft dann mit einem lateralen Teil zum Nasenflügel (M. depressor alae nasi) und mit einem medialen Teil zur Nasenscheidewand (M. depressor septi mobilis). Dort findet eine Verflechtung mit den Fasern des

medialen Teiles des M. levator labii superior. alaeque nasi und des Nasenzackens des M. frontalis statt. Bei den menschlichen Embryonen findet sich an seinem Ursprung keine Verbindung mit dem M. caninus. Wenn diese beim Erwachsenen nicht selten zu beobachten ist, dann kann sie nur eine sekundäre sein.

M. orbicularis oculi.

Dieser vom Platysma faciei abstammende Muskel hat keine direkten Beziehungen zu dem vom Sphincter colli abgeleiteten ursprünglichen Schliessmuskel des Auges. Die Entwickelungsweise des Orbicularis oculi kann man folgenderweise verstehen. Der über dem Mundwinkel auf dem Antlitz emporsteigende Teil des Platysma faciei hat sich dem unteren und lateralen Orbitalrand genähert und tritt mit der Bildung der Augenlider allmählich in diese ein und begiebt sich von oben und unten zum medialen Augenwinkel. Dadurch wurde die Augenspalte durch die Muskelfasern kreisförmig umzogen. Diese durch die erworbene Beziehung zum Auge funktionell selbständig gewordenen Muskelfasern werden alsbald durch die Kontinuitätstrennung von dem umgebenden Teil des Subcutaneus faciei zum anatomisch selbständigen Muskel. Vom medialen Augenwinkel aberriert ein Teil des M. orbicularis oculi zur Oberlippe und zum Nasenrücken und bildet einen neuen Muskel, den M. levator labii superior alaeque nasi, während durch den gleichen Prozess ein vom lateralen Augenwinkel und vom oberen Rande des Auges über die Schläfengegend zur Ohrmuschel und über die Stirngegend zum Scheitel sich verbreitender platter Muskel, der M. fronto-auricularis sich bildet. Durch die Verwachsung eines Teiles des Platysma faciei mit dem Os zygomaticum wird er von diesem abgetrennt, und im Gebiete des M. auriculo-labalis superior kommt es zu weiterer Differenzierung, indem ein grösserer lateraler Teil von der lateralen Um-

gebung der Orbita zur Oberlippe gelangt (M. orbito-labialis) und ein kleinerer Teil zur Malarregion geht (M. orbito-malaris). Der M. orbito-malaris verläuft über die Malargegend und endet im engeren Anschluss an den M. orbicularis oculi und unter der Divergenz seiner Fasern auf den M. quadratus labii superioris in der Wange. Hierin ist das Material für die Bildung des M. zygomaticus minor sive Caput angulare M. quadrati labii superioris enthalten, der bei diesem Embryo durch den neu erworbenen Ursprung an dem Os zygomaticum und durch den erhaltenen primären Zusammenhang mit dem Orbicularis oculi ausgezeichnet ist. Der dem M. orbito-labialis entsprechende Abschnitt ist bei diesem Embryo gänzlich zurückgebildet. Man kann also auf keinen Fall den M. zygomaticus major als den erhalten gebliebenen Teil des M. orbito-labialis ansehen, der, wie oben gezeigt, eine ganz andere Herkunft hat.

M. corrugator supercilii.

Von dem medialen Augenwinkel ziehen zur Augenbraue zwei Muskelschichten, deren oberflächliche Gegenbaur als M. depressor supercilii und deren tiefere Rauber als M. corrugator supercilii beschrieben hat. Merkel fasst beide Schichten als den M. supercilialis zusammen. Wir wollen für die tiefe Schicht den Namen Corrugator supercilii beibehalten. Die Fasern, die an dieser Stelle einen kreisförmigen Verlauf haben, gehören dem Orbicularis oculi an. Das Bündel (M. corrugator und depressor), das hier keine Kreislinie beschreibt, ist als Abkömmling des M. orbicularis oculi zu betrachten, in demselben Sinne wie der M. levator labii superioris alaeque nasi und Orbito-malaris. Da der M. corrugator in der Umgebung des medialen Augenwinkels vom Knochen entspringt und divergierend an der Haut der Augenbraue und der Fascia glabellae ansetzt, wo er sich innig mit dem M. frontalis vereint, so stimmt seine Lage genau mit dem obersten Ende der tiefen Schicht des Platysma überein. Da an

dieser Stelle der Sphincter colli, wie wir sehen, zurückgebildet ist, und hier die Abkömmlinge des Platysma faciei (M. frontalis und orbicularis oculi) eng zusammenhängen, so kann die Muskulatur der Augenbraue, speziell Corrugator, als ein Abkömmling

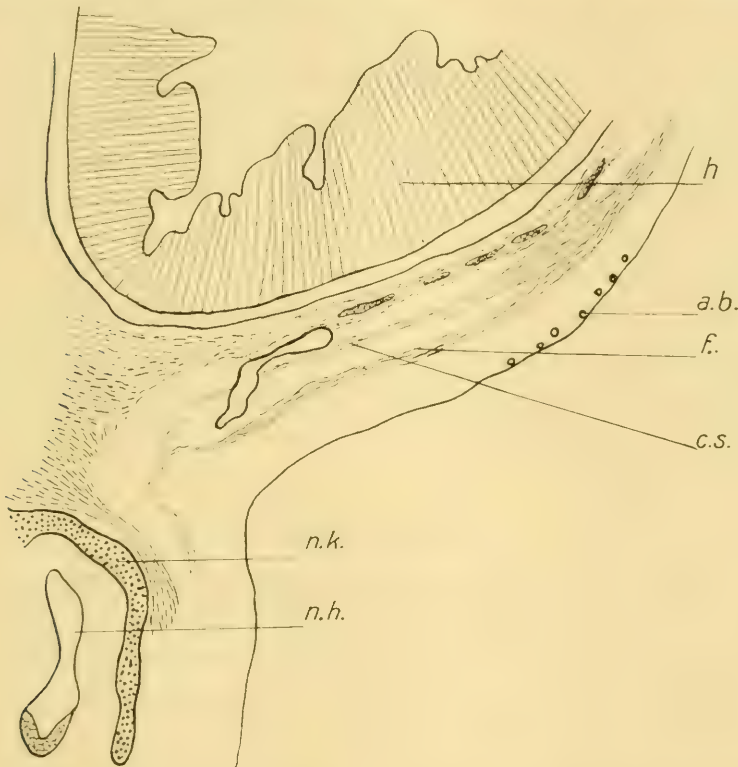


Fig. 12.

Frontalschnitt durch das Gesicht des 17 wöchigen Embryo. 28fach vergrössert. h. Gehirn. a. b. Augenbraue. f. M. frontalis. c. s. M. corrugator supercilii. n. k. Nasenkapsel. n. h. Nasenhöhle.

der Grenzschicht aufgefasst werden, der abwärtssteigend sekundär mit den Fasern des Orbicularis oculi in Verbindung getreten ist. Seine Anheftung am Knochen veranlasst seine spezielle Differenzierung aus der tiefen Lage des M. frontalis, dessen oberflächliche Schichten über ihn hinwegziehen. Ich habe nämlich beim

neunwöchigen Embryo das abwärtssteigende schwache Muskelfaserbündel, das von dem Arcus supercilialis, wo der M. frontalis sich am Knochen nahe anlegt, entspringt, unter dem M. frontalis gesehen. Dieses Muskelfaserbündel ist mit seinem kräftigeren oberen Ende mit dem M. frontalis verbunden, während sein unteres Ende sich allmählich verschmälernd in das skeletogene Gewebe verliert. Die Verbindung seines unteren Endes mit dem medialen Teile des M. orbicularis oculi ist bei diesem und beim dreizehnwöchigem Embryo noch nicht deutlich, während es beim siebzehnwöchigen deutlich ausgebildet ist. Der auf dem Corrugator liegende Depressor ist ein abgegliederter Teil des M. orbicularis oculi.

Der laterale Zipfel des M. corrugator, auf den besonders Merkel von den physiologisch-anatomischen Gesichtspunkten aus aufmerksam gemacht hat, bietet in seiner Entwickelung keine Besonderheiten gegenüber dem hauptsächlich beschriebenen medialen Abschnitt.

M. epicranius.

Obgleich der M. epicranius im ausgebildeten Zustande eine durch die Galea aponeurotica zusammenhängende einheitliche Muskelplatte bildet, bestand er doch, wie wir zeigten, im Anfangsstadium der Entwickelung aus zwei ganz getrennten Teilen, die sich später erst so innig vereinigen. In der 7. Woche kommt es zu einer Verbindung des Occipitalteiles und des Gesichtsteiles des Platysma, und so zur Bildung des M. fronto-occipitalis. Dieser Thatsache entspricht der Verlauf des N. facialis, der mit seinem R. auricularis posterior den hinteren, mit seinem Hauptstamm den vorderen Teil dieses Muskels versorgt.

Indem sich die hinter dem Ohr ziehenden Verbindungsfasern des Platysma colli zum Platysma occipitale (cf. Fig. 5b) zurückbilden, verliert dieser Hinterhauptsteil seinen Zusammenhang mit dem Halsteil des Platysma. Da sich ferner der Schläfenteil

mehr oder weniger mit der medialen Fläche der Ohrmuschel vereint, wird der M. fronto-occipitalis zum M. fronto-auriculo-occipitalis. Darauf heftet sich der Muskel an den Knochenteilen an, so dass die bekannten Ursprünge des M. frontalis und des M. occipitalis zu stande kommen. An der Ohrmuschel differenzieren sich mehrere, teilweise selbständige Muskeln: durch Anheftung der vom lateralen Ende der oberen Nackenlinie entspringenden Muskelfasern an der Aussenfläche der Ohrmuschel der M. auricularis posterior, geradeso entsteht der M. auricularis superior und der von der Schläfengegend kommende Auricularis anterior.

Der Scheitelteil des M. fronto-auriculo-occipitalis bildet sich im Laufe der weiteren Entwickelung ziemlich stark zurück; die genauen Zeitpunkte und die Einzelheiten dieses Prozesses kann ich nicht genau angeben, da die Embryonen in dieser Gegend, wegen der Herausnahme des Gehirnes, häufig stark verletzt waren.

Die von Ruge nach vergleichend-anatomischen Beobachtungen erkannte Thatsache, dass der bei niederen Wirbeltieren noch einheitliche M. fronto-auriculo-occipitalis durch die mächtige Ausbildung des Schädeldaches eine Rückbildung erfahren muss, findet sich grösstenteils auch in der Ontogonie des Menschen wieder. Nach Ruge ist der Teil der Galea aponeurotica, der sehnige parallel-faserige Struktur zeigt, an die Stelle des ehemals vorhandenen Muskels getreten, während die anderen Stellen der Galea, die aus den ganz ungeordneten, nach allen Richtungen sich durchkreuzenden Bindegewebsbündeln zusammengesetzt ist, von vornherein bindegewebig waren. Diese Entstehung von aponeurotischen und schmalen Sehnen aus Muskelblastem, oder geradezu aus embryonalem Muskelgewebe, scheint von weitgehender morphologischer Bedeutung zu sein.

Die Trennung des einheitlichen Muskels beginnt zuerst in seinen oberen Teilen und schreitet von dort nach unten allmählich

fort (cf. Ruges Angaben über die Primaten). Beim Embryo von 17 Wochen hat die Rückbildung der Muskelfasern z. B. zwischen dem Occipital- und Aurikularteil oben schon begonnen, während unten der Zusammenhang der Muskeln noch erhalten ist. An der Stelle der rückgebildeten Muskeln findet man später oft sehniges oder membranöses Gewebe, das uns als Fascie entgegentritt. Die Fascia temporalis superficialis ist aus dem zurückgebildeten M. auriculo-labialis superior gebildet. Bei der Trennung der M. auricularis anterior und superior bemerkt man wiederum, dass die Spalte am Ansatz der Muskeln, bei dem Embryo von 17 Wochen, am breitesten ist, um dann nach oben spitz zuzulaufen. Hier wird die Trennung der Muskeln von unten nach oben hervorgerufen und schreitet fort durch das Wachstum der Ohrmuschel, durch das die Ansatzpunkte der Muskeln voneinander getrennt werden.

Die Mm. auricularis posterior und transversus nuchae werden durch die Rückbildung des intermedialen Teiles (zwischen dem M. occipitalis und diesen beiden Muskeln) vom M. occipitalis abgetrennt und gewinnen durch die neu erworbenen Ansatzpunkte besondere Selbständigkeit, sie liegen unter dem N. auricularis posterior des Facialis und unterscheiden sich dadurch von allen anderen Differenzierungsprodukten des Platysma, mit Ausnahme des M. buccinator, die beim Embryo von 9 Wochen über den Facialisästen liegen.

Dies Verhalten des Nerven ist so auch in den gebräuchlichen Atlanten und Lehrbüchern (Gegenbaur, Toldt und Spaltholz) aufgezeichnet. Mir scheint es von besonderem entwickelungsgeschichtlichen Interesse zu sein. Beim Embryo von 7 Wochen ist der N. auricularis posterior von Anfang an von dem Platysma occipitale bedeckt. Diese Erscheinung kann nur dadurch erklärt werden, dass der Occipitalteil des M. fronto-auriculo-occipitalis sich unter den Nerven schiebt, während die auf dem Nerven liegende Schicht sich alsdann zurückbildet.

Die Verbreitung der peripherischen Äste des N. facialis beim Embryo von 8—9 Wochen.

Der N. facialis zeigt jetzt schon mehr oder weniger deutliche Plexusbildung. Der N. auricularis posterior teilt sich in zwei Äste, einen hinteren grösseren und einen vorderen kleineren. Der hintere R. occipitalis zieht über das hintere Ende des M. auricularis posterior nach oben zum M. occipitalis, in dem er endet. Der vordere R. auricularis verläuft neben dem vorderen Teil des M. auricularis posterior nach oben und endigt in dem Auricularteil des M. fronto-auriculo-occipitalis. Er versorgt in diesem Verlaufe das myogene Gewebe an der hinteren Fläche der Ohrmuschel mit motorischen Fasern. Der R. cervico-facialis ist wie bisher in einen R. colli und einen R. marginalis mandibulae geteilt. Der R. colli teilt sich sogleich in zwei Äste, steigt am vorderen Rande des M. sternocleidomastoideus herab und verbreitet sich in dem oberen Teil des M. subcutanus colli, der ihn bedeckt. Er hat eine Anastomose mit dem vom Plexus cervicalis gelieferten N. subcutanus colli. Der R. marginalis mandibulae verläuft unter der Parotis, parallel dem Unterkieferrande nach vorn und geht unter den M. triangularis, dem er sowie dem M. buccinator Äste abgiebt; weiter vorn teilt er sich in mehrere Äste, die von der unteren Seite her in den M. quadratus labii inferioris, mentalis und Unterlippenteil des Orbicularis oris hineintreten.

Der R. temporalis vom Temporo-facialis steigt fast senkrecht an dem Teil des M. fronto-auriculo-occipitalis empor, der an der vorderen Seite der Ohrmuschel entlang zieht. Er giebt einen hinteren kleineren Ast zum Auricularis anterior und superior ab und einen vorderen grösseren, der mit mehreren kleineren Ästen den lateralen Teil des Orbicularis oculi und den zwischen Ohr und Auge liegenden Teil des M. fronto-auriculo-occipitalis versorgt. Ausserdem versorgt er die vorderen Ohrmuschel-

muskeln. Der R. maxillaris teilt sich nach einem kurzen, in leicht aufwärts konvexem Bogen gerichteten Verlaufe in drei Äste. Der oberste verläuft über den Ursprung des M. zygomaticus zum lateralen Teil des M. orbicularis oculi und zum Orbito-malaris. Der mittlere, weniger steil verlaufende Ast giebt Zweige von unten zum M. orbito-malaris, Caput zygomaticum M. quadrati labii superioris und M. zygomaticus, während ein unterer Ast, welcher sich durch seine weite Verlaufsstrecke vor den anderen hervorthut, in einem aufwärts konkaven Bogen zum medialen Teil des M. orbicularis oculi hinzieht. Der unterste Ast verläuft, vom Platysma bedeckt, zum M. caninus, buccinator und Oberlippenteil des M. orbicularis oris.

II. Die Muskeln der Ohrmuschel.

Zu diesen Muskeln gehören jene ganz kleinen Muskelchen, die unter dem Namen M. helicis major und minor, obliquus auriculae, transversus auriculae, tragicus und antitragicus, pyramidalis auriculae, incisurae (Santorini) und stylo-auricularis geschildert worden. Nach Ruge sind alle diese Muskeln die Abkömmlinge des Platysma colli. Sie sind mit der Ausbreitung der Gesichtsmuskulatur zum äusseren Ohre gelangt und haben an ihm ihren ursprünglichen Zusammenhang mit dem anderen Teil des Platysma colli aufgegeben und neue Beziehungen gewonnen. Alle Muskeln liegen auf der äusseren Seite der Ohrmuschel und haben teilweise untereinander Verbindung. So schliesst sich der M. helicis minor an den major, dieser an den Tragicus durch den Pyramidalis auriculae; der M. tragicus wieder an den antitragicus. Der M. obliquus hängt auch mit dem M. transversus, der meiner Untersuchung nach eine direkte Fortsetzung des M. auricularis posterior ist, zusammen. So erhält man den Eindruck, als ob man zersprengte Teile eines Sphincter auriculae vor sich habe. Vergleichend-anatomisch sind sie als die Reste derselben

Muskeln zu betrachten, welche bei den Säugetieren nicht nur mächtiger als beim Menschen ausgebildet sind, sondern auch deutlich, oft in sehr ausgesprochener Weise, die ihnen bestimmten Funktionen erkennen lassen. Gegenbaur hat sie nach ihrer Innervation in vordere und hintere Muskeln geteilt. Der R. temporalis vom N. facialis innerviert den M. helicis major und minor, pyramidalis, tragicus; R. auricularis posterior den M. transversus, obliquus und antitragicus. Nach Ruge gehören M. tragicus und antitragicus dem System des M. auriculo-labialis inferior an, der M. helicis major und minor und pyramidalis dem System des M. auriculo-labialis superior. Die auf der hinteren Fläche der Ohrmuschel gelegenen M. transversus und obliquus dagegen gehören zum Auriculo-occipitalis resp. auricularis posterior. Ruge muss demnach alle Muskeln vom Platysma faciei ableiten. Nach der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung zieht beim 6 wöchigen Embryo der hintere Teil der tiefen Schicht des Platysma zum Ohr, um es von unten her halbkreisförmig zu umgeben und dann einen unvollständigen Sphincter oder Orbicularis auriculae zu bilden. Die Muskelzellen sammeln sich um den peripherischen Teil der zum Ohr ziehenden Facialäste, die von dem zur Occipitalgegend ziehenden Teil des Platysma myoides bedeckt sind. Ein Teil der tiefen Schicht geht an der Unterseite des Gehörganges in die Tiefe und zieht zu dem proximalen Ende des Reichertschen Knorpels: darin haben wir die Anlage des M. stylo-auricularis zu sehen. In der 7. Woche verliert der Orbicularis auriculae seine Verbindung mit dem Platysma colli und wird selbständig, allerdings zeigt er ähnlich wie andere Sphinkteren der Gesichtsöffnung bald eine gewisse Rückbildung, wie dies besonders stark beim Auge zu bemerken war. Dabei wird das dem Fronto-auriculo-occipitalis angehörige Muskelgewebe verhältnismässig kräftiger. Der Orbicularis auriculae, der am Tragus und Antitragus ziemlich stark entwickelt ist, zieht an der vorderen Seite

des Tragus nach oben, um dann schmäler zu werden und die vordere obere Seite des lateralen Endes des äusseren Gehörganges zu erreichen (dort findet sich keine Verbindung mit dem Auricularis superior). Der hintere Teil des Orbicularis auriculae zieht an der Ansatzstelle der Ohrmuschel unter den Muskelfasern des Auricularis posterior nach oben und verliert sich dann in die Fortsetzung des M. auricularis superior. Das laterale Ende des M. auricularis posterior verläuft zur Ohrmuschel und verbreitert sich fächerförmig. Daran schliesst sich nach oben hin der breite Ansatz des M. auricularis superior. So ist im wesentlichen der Orbicularis auriculae in der Gegend des Tragus und Antitragus vorhanden, während er von oben durch die Muskelfasern des M. auricularis superior und von hinten durch diejenigen des M. auricularis posterior bedeckt ist.

Sowie der Embryo etwas älter geworden ist (9 Wochen), schreitet die Differenzierung der kleinen Ohrmuschel schnell vorwärts. Man bemerkt jetzt, dass das Muskelgewebe des M. occipito-auriculo-frontalis an die Aussenfläche der Helix herabsteigt, und die Verbindung dieses Muskels mit dem Orbicularis auriculae herstellt. Die bei einem etwas jüngeren Embryo bemerkbare schwache Fortsetzung des Orbicularis auriculae an der Aussenfläche des Tragus und des Helix ist jetzt mit dem Teil des M. stylo-auricularis in Zusammenhang, der sich an der oberen Seite des lateralen Endes des äusseren Gehörganges befindet. Der hintere Teil des M. orbicularis auriculae zieht von der hinteren Fläche des Antitragus dicht am Ansatz der Ohrmuschel am Kopf durch die mediale Seite der Muskelfasern des M. auricularis posterior und des Occipito-auriculo-frontalis hindurch bis zum vorderen oberen Teil des Helix, um von da mit den Muskelfasern des Occipito-auriculo-frontalis vereinigt an der Aussenfläche des Helix hinabzusteigen. Dass diese Umlagerung der kleinen Ohrmuskeln mit der Entwickelung der Ohrmuschel zusammenhängt, ist leicht einzusehen. Wenn man die bekannte

Entwickelung der Ohrmuschel mit der Muskelentwickelung in Beziehung bringt, so tritt das Platysma zu dem äusseren Ohr, wenn der Verschluss des äusseren Gehörganges durch jene bekannten Höckerchen erfolgt ist. Durch die Abhebung der Ohrmuschel vom Kopfe kommt die vom Platysma stammende Muskulatur an ihre Aussenfläche. Dass bei der Entwickelung

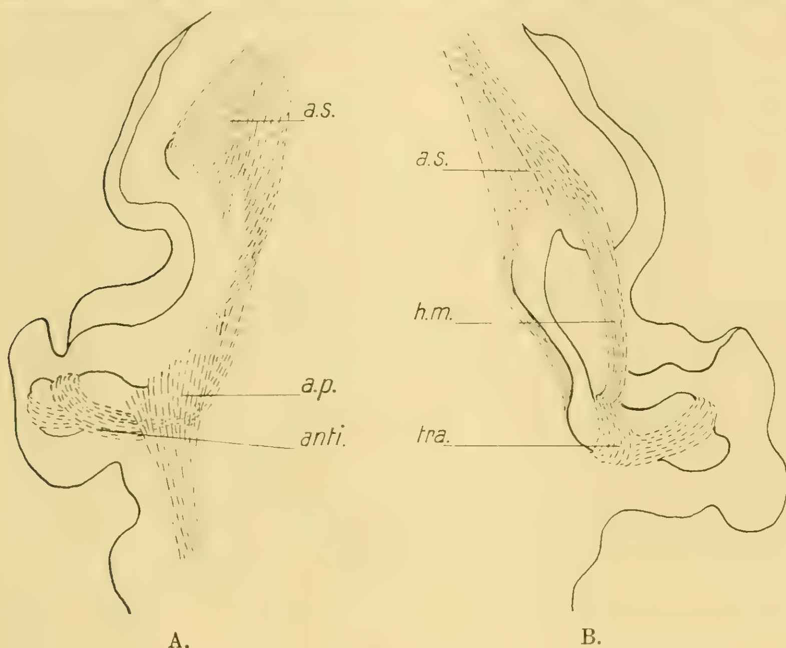


Fig. 13.

Die Ohrmuskulatur des menschlichen Embryo von 9 Wochen. A. von hinten, B. von vorn. 38 fach vergrössert. A. a. s. M. auricularis superior. a. p. M. auricularis posterior. anti. Antitragicusteil des M. trago-antitragicus. B. h. m. M. helicis major. tra. Tragicusteil des M. traao-antitragicus.

der einzelnen besonders hervorspringenden Partien der Ohrmuschel ursprünglich zusammenhängende Muskelbündel abgetrennt und selbständig werden, durch das Erlangen neuer Ansatzprodukte funktionell differenziert werden, ist leicht zu begreifen. So verläuft bei einem jüngeren Embryo (9 Wochen) das Muskelgewebe auf der Helix bis zum peripherischen Ende

der Spina helicis und endet dort, ohne Anthelix und Antitragus zu erreichen; beim Embryo von 13 Wochen ist es dagegen mit Anthelix und Antitragus verbunden und hat den Zusammenhang des späteren M. helicis major mit dem Orbicularis auriculae hergestellt. Der auf der Spina helicis verlaufende Teil des späteren M. helicis major ist beim Embryo von 13 Wochen bedeutend schwächer geworden als der auf der Helix. Beim Embryo von 17 Wochen ist er fast zurückgebildet und nur der Helixteil ist geblieben. Der von der Spina helicis am vorderen Helixrande bis zu der Aussenfläche der Eminentia fossae triangularis verlaufende Teil des M. fronto-auriculo-occipitalis bildet die gemeinsame Anlage für den M. helicis major und minor, die später durch die Rückbildung intermediärer Muskelfasern selbständig werden.

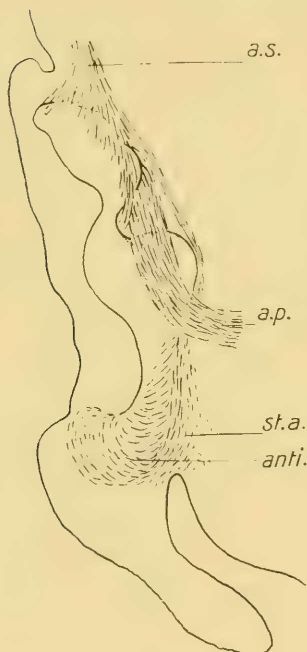


Fig. 14.
Das linke Ohr des menschlichen Embryo von 17 Wochen. Hintere Ansicht. 25 fach vergrössert. a. s. M. auricularis superior. a. p. M. auricularis posterior. st. a. Die Ansatzstelle des M. stylo-auricularis. anti. M. antitragicus.

Der M. helicotragicus bildet sich ganz gesondert von dem M. helicis. Seine Muskelfasern stammen von denen des Oberteils des M. fronto-auriculo-occipitalis, die an der vorderen Seite der Ohrmuschel fast senkrecht verlaufen, um an der Aussenfläche des Tragus anzusetzen; nur an seinem obersten Ende ist der M. helico-tragicus mit den Fasern des M. helicis major verbunden. Der Unterteil jenes Muskels gewinnt sekundär Beziehungen zum M. orbicularis auriculae (speziell seinem Tragus-

teil), die vielleicht dadurch besonders erleichtert werden, dass die Entfernung zwischen Crus helicis und Tragus verhältnismässig kleiner geworden ist (cf. Fig. 20). Später kann diese Verbindung zwischen der Tragicusmuskulatur und des M. fronto-auriculo-occipitalis verloren gehen, und dadurch der mehr oder weniger selbständige M. helico-tragicus entstehen.

Durch die an der hinteren Aussenseite der Ohrmuschel sich entwickelnden Prominenzen, werden die Muskelfasern des M. auricularis posterior, die auf die Aussenseite der Ohrmuschel ausstrahlten, von der Hauptmasse abgetrennt und bilden den M. transversus auriculae. Die Trennung erfolgt ziemlich spät, jedenfalls nach der 17. Embryonalwoche. Der M. obliquus auriculae soll nach Ruge aus einer gemeinsamen Anlage mit dem Transversus entstehen. Dem kann ich mich nach meinen Untersuchungen nicht anschliessen, vielmehr glaube ich die von oben und hinten kommenden Muskelfasern des M. auricularis superior als Mutterboden für den M. obliquus zu erkennen, auch stimmt die Verlaufsrichtung der Fasern des Obliquus sehr gut zu jener Ableitung. Ruge behauptet, dass die Anlagerung des N. antitragicus an den R. auricularis posterior auf die Lostrennung des M. antitragicus vom M. tragicus und auf dessen Verlagerung nach hinten zurückgeführt werden kann. Schwalbe, der den M. antitragicus von dem Gesichtspunkte seiner Innervation zu der Transversusgruppe rechnet, hat sich der Rugeschen Ansicht angeschlossen. Bei Prosimiern und einigen Primaten bilden die M. tragicus und antitragicus einen einheitlichen Muskel, und endlich wird nirgends der M. transversus auriculae mit dem Antitragicus in Zusammenhang gefunden. Die entwickelungsgeschichtlichen Ergebnisse schliessen sich den Rugeschen Resultaten an. Bis zur 9. Woche hängt der M. tragicus mit dem M. antitragicus innig zusammen; in der 13. Woche beginnt ihre Trennung, die in der 17. Woche vollkommen geworden ist. Ein Zusammenhang des M. antitragicus mit dem

M. transversus auriculae oder mit dem Ende des M. auricularis posterior ist nicht vorhanden. Der obere hintere Teil des M. antitragicus verläuft beim Embryo von der 17. Woche durch die mediale Seite des M. auricularis posterior und superior hindurch,

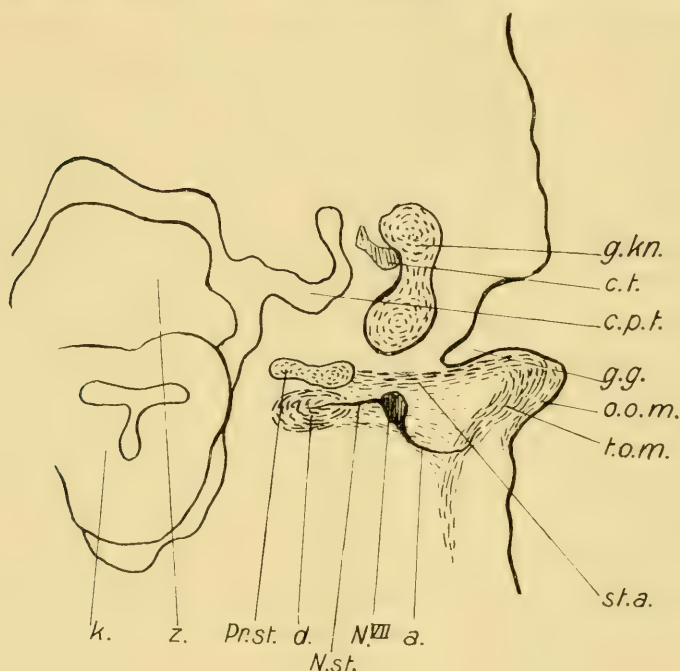


Fig. 15.

Menschlicher Embryo von 6 Wochen. Frontalschnitt durch die Abgangsstelle des M. stylo-auricularis. 37 fach vergrössert. g. kn. Gehörknöchelchen. c. t. Chorda tympani. c. p. t. Canalis pharyngo-tympanicus. g. g. Gehörgrube. o. o. m. Myogenesgewebe für die Ohrmuschelmuskulatur (aus oberflächlicherer Schicht des Platysma). t. o. m. Dasselbe aus tieferer Schicht des Platysma. N^{VII} Facialisstamm. a. Facialast, der nach der hinteren Seite der Gehörgrube verlauft. N. st. N. styloideus. d. M. dygastricus. Pr. st. Pr. styloideus. z. Zunge. k. Kehlkopf. st. a. M. stylo-auricularis.

dicht an der Ansatzstelle der Ohrmuschel am Kopfe, und geht nach vorn und oben, um sich in den Fasern des M. auriculo-frontalis zu verlieren. Wie schon früher angedeutet, stammt der M. tragoantitragicus aus dem Orbicularis auriculae, der dem tiefen Platysma

angehört. Ruge leitet ihn jedoch vom M. auriculo-labialis inferior, einem Teil des oberflächlichen Platysma ab. Wenn Dechenne und Ziemsen den M. tragicus als den M. constrictor superior conchae, den M. antitragicus als den M. constrictor inferior,

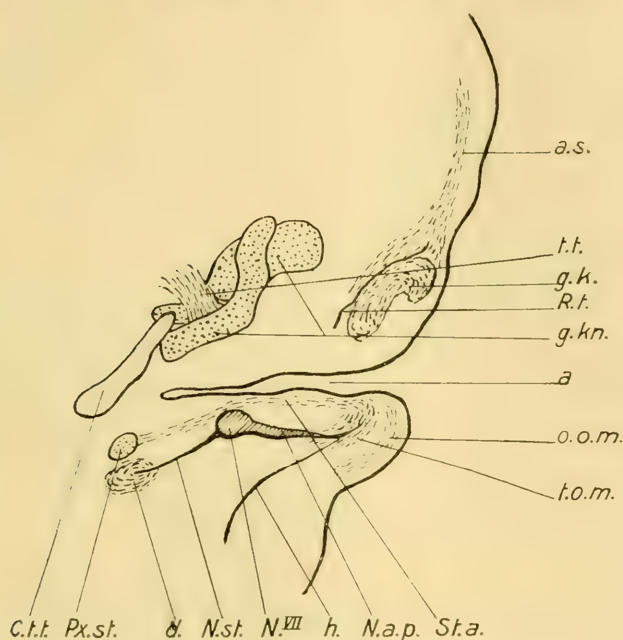


Fig. 16.

Menschlicher Embryo von 7 Wochen. Frontalschnitt durch die Abgangsstelle des M. stylo-auricularis. 30fach vergrössert. a. s. M. auricularis superior. t. t. M. tensor tympani. g. k. Gehörkapsel. R. t. R. temporalis und facialis. a. geh. Äusserer Gehörgang. c. t. t. Canalis tubo-tympanicus. h. Ein Ast des Halsnerven. g. kn., o. o. m., t. o. m., st. a., a., N^{VII}, N. st., d., pr. st. wie Fig. 15.

conchae bezeichnen, so ist damit ihre Zugehörigkeit zu dem Orbicularis oder Sphincter auriculae ganz gut angegeben.

Der M. stylo-auricularis entsteht aus dem Blastemgewebe, das am Anfang der 6. Woche zwischen dem kranialen Ende der Anlage des Platysma und des Reichertschen Knorpels liegt. Dieses myogene Gewebe bildet sich in folgenden Stadien von der

kaudalen Seite zurück, während seine kraniale Seite als ein schwacher Strang zwischen der primären Gehörgrube und dem Reichertschen Knorpel gespannt ist. Dieser Strang wird all-

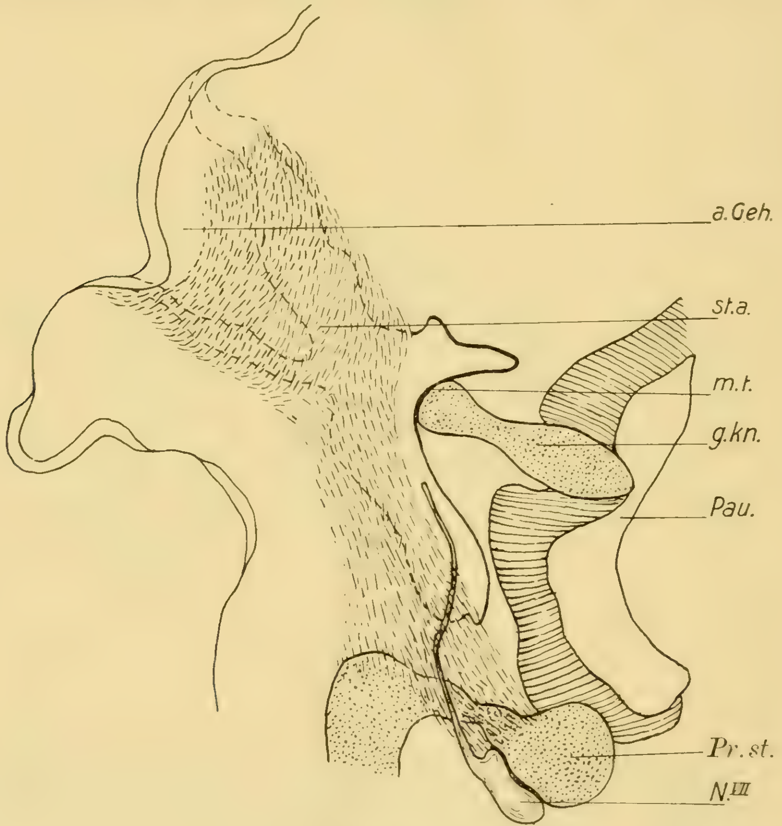


Fig. 17.

Menschlicher Embryo von 9 Wochen. Hintere Ansicht. Frontalschnitt durch die Abgangsstelle des M. stylo-auricularis. 38 fach vergrössert. a. Geh. Ausserer Gehörgang. st. a. M. stylo-auricularis. g. kn. Gehörknöchelchen. pau. Paukenhöhle. pr. st. Processus styloideus. N^{VII} N. facialis. m. t. Membrana tympani.

mählich mit der Rückbildung des Myogengewebes deutlicher und tritt mit dem Beginn der Ohrmuschelbildung an der lateralen Seite der Ohrmuschelanlage mit dem Orbicularis auriculae in

Zusammenhang. In diesem Stadium hat er noch keine Beziehung zu der Aussenfläche der Ohrmuschel und dem äusseren Gehörgange. In der 8.—9. Woche sieht man die Muskelanlage zu der Aussenfläche der Ohrmuschel ziehen und sich von dort an der Aussenfläche des äusseren Gehörganges ausbreiten, um ihn dann fast vollständig zu umschliessen. Zu dieser Zeit scheint der Muskel den Höhepunkt seiner Entwickelung erreicht zu haben, denn er ist sowohl in späteren Embryonalstadien als auch im ausgebildeten Zustande sehr viel schwächer. Alsdann hat auch das kraniale Ende des Reichertschen Knorpels so nahe, durch dichte Bindegewebszüge hergestellte Beziehungen zur Knorpellage des äusseren Gehörganges, dass man fast einen kontinuierlichen Zusammenhang zwischen beiden Knorpelteilen erkennen kann, ähnlich wie er von Ruge bei den Monotremen beschrieben wurde. Bekanntlich leitet Ruge den Knorpel des äusseren Ohres vom Knorpel des zweiten Schlundbogens ab. Diese entwickelungsgeschichtlichen Beobachtungen, die durchaus ähnlich auch bei anderen Säugetieren gemacht werden können (nach mündlichen Angaben von Kallius), unterstützen in gewisser Weise die Rugesche Annahme.

Von der 9. Woche an beginnt die Rückbildung des M. stylo-auricularis. Beim Embryo von der 13. Woche ist nur an der hinteren Fläche der Ohrmuschel und an dem anschliessenden Teile des äusseren Gehörganges sein Muskelgewebe zu erkennen; sein vorderer Teil ist mit dem M. tragicus, sein hinterer Teil mit dem M. antitragicus verbunden. Der zum Teil an der inneren Seite der Ohrmuschel primär gelegene Bezirk der Muskelanlage bildet sich zurück, nachdem er von dem übrigen Teil der Anlage getrennt wurde. Wahrscheinlich erhält sich nur ein kleiner Teil dieses eben erwähnten Muskelgewebes und bildet dann den M. incisurae helicis (Santorinii). Über die Innervation des M. stylo-auricularis habe ich mit Sicherheit an menschlichen Embryonen nachweisen können, dass ein Ast des N. glosso-

pharyngeus zu dem Muskel zieht. Damit würde bestimmt sein, dass der Muskel nicht vom Platysma abstammen kann. In der That zeigen sich bei diesem Muskel in der Anlage sehr nahe Beziehungen zum M. stylo-pharyngeus, so dass beide zunächst kaum voneinander zu trennen sind. Die Ausbildung des Reichert-schen Knorpels (Processus styloideus) giebt erst eine deutliche Trennung beider Anlagen. Nach diesen Beobachtungen ist es wahrscheinlich, dass der M. stylo-auricularis von dem Muskelblastem des N. glossopharyngeus abstammt, wenn er auch in den mir zur Verfügung stehenden Stadien teilweise sehr schwer von dem Platysma zu trennen ist. Hier würde dann der bemerkenswerte Fall vorliegen, dass ein Muskel, der ursprünglich dem Gebiete des dritten Schlundbogens angehört, im Laufe der weiteren Entwickelung in die Gegend des kranialen Endes des zweiten resp. ersten Schlundbogens verschoben wird.

III. Der M. digastricus und stylohyoideus.

Die beiden Bäuche des M. digastricus werden bekanntlich vom Trigeminus und vom Facialis innerviert; eine Thatsache, über deren Entstehung die Ansichten der Autoren sehr auseinandergehen. Es wäre zu entscheiden, ob der Digastricus aus zwei ursprünglich getrennten Muskeln entsteht, oder ob er aus einem ursprünglich einbäuchigen Muskel durch irgend eine Ursache zu einem zweibäuchigen wird. Ferner ist zu erörtern, ob die Innervationsverhältnisse primäre sind oder sekundäre.

Gegenbaur meint, dass der Muskel aus zwei selbständigen Teilen entstanden ist; der vordere Bauch soll vom M. mylohyoideus abzuleiten sein, wie ihn vor allen Dingen die Betrachtung von Varietäten gelehrt hatte. „Der Zungenbeinursprung des vorderen Bauches deutet auf eine ursprüngliche Selbständigkeit dieses Abschnittes, die quere oder schräge, zuweilen sogar zu Durchkreuzungen der Bündel beiderseitiger Muskeln führende

Verlaufsrichtung der Fasern lässt etwas Primitives erkennen, welches den Muskel aus einer Querschicht entstanden sich vorstellen lässt. Die Zugehörigkeit zum Mylohyoideus erweist sich auch aus der Innervierung. Der beschriebene quere Verlauf entspräche dann einem ersten Zustande. Auf diesen verweist auch eine sehr selten von mir beobachtete Varietät, die in accessorischen, vom Unterkiefer entspringenden, quer zum Muskelbauche verlaufenden Bündel sich aussprach. Ein zweiter Zustand wird durch die Ausbildung der Zungenbeinursprünge und damit der mehr sagittalen Richtung des Bauches repräsentiert, woran dann die allmähliche Ablösung des Muskels und seine Verbindung mit dem hinteren Bauche als dritter, die gegenwärtige Norm bildender sich anschliesst.“

His dagegen hatte die Ansicht, dass der Muskel aus dem Sternocleidomastoideus abgespalten sei; nach ihm entwickelt sich der M. digastricus (wie der M. mylohyoideus und die Unterzungenbeinmuskulatur) aus der muskulösen Seitenwandschicht der Parietalhöhle, und war ursprünglich in ganzer Ausdehnung dem Sternocleidomastoideus beigeordnet und wird erst später von ihm getrennt. Über den Trennungsvorgang sagte His: „Denkt man sich nämlich den Unterkiefer auf dem Brustbein ruhend, so sind diese beiden Muskeln in ihrer ganzen Länge parallel zueinander gestellt, der vordere Bauch des Digastricus entspricht alsdann der unteren Hälfte des Sternocleidomastoideus, der hintere Bauch seiner oberen“. Das Ausserachtlassen der doch zweifellos ausserordentlich wichtigen Innervationsverhältnisse muss schwere Bedenken gegen diese Anschauung erwecken. Nach meiner Untersuchung ist bei einem Embryo von sechs Wochen der Muskel schon ganz gut differenziert und zieht von der hinteren Seite der Gehörkapsel in kranial konkavem Bogen zum vorderen unteren Abschnitt des Unterkiefers, zeigt aber keine Spur einer Verbindung mit dem M. sternocleidomastoideus. Sein hinterer Teil ist durch einen Facialisast versorgt, während sein vorderer Teil

noch nicht mit dem N. mylohyoideus verbunden ist. Bei einem etwas jüngeren Embryo (35—36 Tage) findet sich vom M. digastricus schon eine deutliche Anlage aus Muskelblastem, das in der hinteren Ohrgegend liegt und mit der Anlage des Platysma myoides direkt zusammenhängt; medial ist es mit dem Gewebe des Reichertschen Knorpels verbunden. Auch jetzt ist keine Beziehung zum M. sternocleidomastoideus vorhanden, weswegen mir die Hissche Auffassung ganz unhaltbar scheint.

Chaine gelangte nach seinen Studien über die Anomalien des Muskels und nach vergleichend anatomischer Untersuchung zu der Anschauung, dass der Digastricus von dem äusseren Abschnitt des M. genio-hyoideus abzuleiten ist. Nach ihm beobachtet man die Abspaltung eines Bündels des M. genio-hyoideus, welches allmählich vollständig wird und dessen hinteres Ende sich nach und nach der Basis cranii nähert, wo es sich inseriert. Seine Zwischensehne leitet er von einer der Inscriptio tendinea ab, die bei Reptilien zu finden ist. Auch in der Säugetierreihe soll statt der Zwischensehne oftmals eine sehnige Inskription zu finden sein, welche mehr dem einbauchigen Entstehen des Muskels entspricht. Die hierbei vorhandenen grösseren Schwierigkeiten, zu erklären, wie der zum Hypoglossus gehörige Musculus genio-hyoideus seine Nerven verlieren und dafür zwei neue Nerven bekommen soll, werden durch die Erklärungen des Autors nicht behoben.

Meine Untersuchungen zeigen, wie schon angedeutet, dass keine der erwähnten Anschauungen zu recht bestehen kann. Wie die Abbildung (Fig. 18) demonstriert, hängt die Platysmaanlage kontinuierlich mit einem Haufen von Muskelblastem zusammen, in das ein kleiner Ast vom Facialisstamm hineingeht. Dieses ziemlich dicke Facialismuskelblastem erstreckt sich vom proximalen Ende des Reichertschen Knorpels und der Gegend der Gehörkapsel zum vorderen Rande der Umgebung des Meckelschen Knorpels. Irgend ein Ast vom Trigeminus ist in diese Anlage

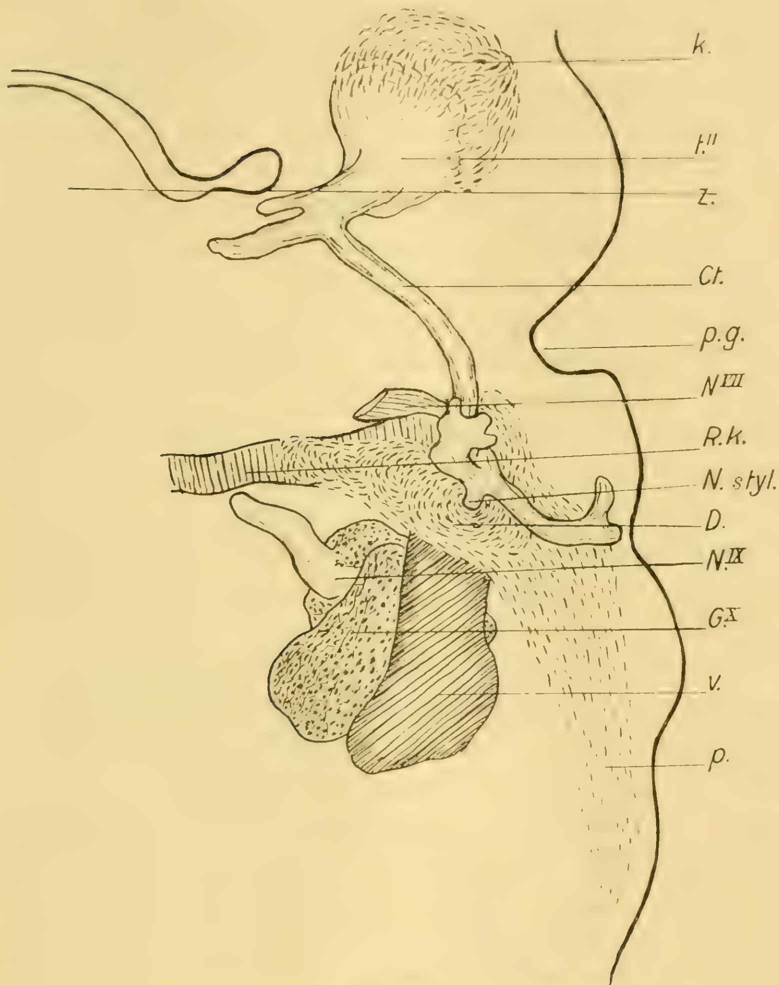


Fig. 18.

Menschlicher Embryo von 35--36 Tagen. Frontalschnitt durch die Abgangsstelle des N. styloideus. 45fach vergrössert. k. Kaumuskulaturanlage. t^{II} R. secundus n. trigemini. z. Zunge. p. g. Primäre Gehörgrube. c. t. Chorda tympani. N^{VII} N. facialis. R. K. Reichertscher Knorpel. N. styl. N. styloideus. D. Gemeinschaftliche Anlage für M. digastricus, stylohyoideus und stapedius. N^{IX} N. und Ganglion glossopharyng. G^{X} Ganglion Vagi. v. Kopfvene. p. Die Anlage des Platysma.

hinein nicht zu verfolgen. Mit der beschriebenen Rückbildung und Verdünnung der Platysmaanlage und der Lageveränderung des Reichertschen Knorpels hängt die in wenig älteren Stadien bemerkbare Trennung des Platysma von jener anderen Facialisblastemmasse zusammen, die sich nun deutlicher als Anlage des Digastricus und Stylohyoideus erkennen lässt.

Auch die Lageveränderung des Reichertschen Knorpels, mit dem die Digastricusanlage innig verbunden ist, bewirkt ihre Trennung von den tieferen Platysmateilen. Der Reichertsche Knorpel kommt nämlich ziemlich schnell in grössere Entfernung von der Körperoberfläche, was ich durch Messungen direkt festgestellt habe; während bei einem Embryo von 35—36 Tagen die Entfernung einer bestimmten Stelle des Reichertschen Knorpels von der Körperoberfläche 0,7 mm beträgt, ist dieselbe Entfernung bei einem 6 wöchentlichen Embryo 1,0 mm. Damit geht Hand in Hand die Entfernung der Digastricusanlage von dem Facialisstamm und das Längerwerden des N. stylohyoideus. (cf. Fig. 15 und 16.)

Beim Embryo von 6 Wochen verläuft der M. digastricus in einem kranial konkaven Bogen zum vorderen Rande des Unterkiefers. Der N. mylohyoideus geht in seinen gleichnamigen Muskel aber nicht in den Digastricus, wenngleich die vorderen Enden beider Muskeln ausserordentlich dicht aneinanderliegen. Im ganzen Verlauf des Muskels ist keine Stelle zu sehen, die dafür spräche, dass er aus zwei Teilen verwachsen wäre, er besitzt vielmehr einen einheitlichen Bauch.

Jetzt beginnt an dem hinteren, lateral vom Reichertschen Knorpel liegenden Teil des Digastricus ein kleiner knospenartiger Zipfel herauszusprossen, der einen besonderen Ast vom N. styloideus bekommt, und der die Anlage des M. stylohyoideus darstellt. Allmählich trennen sich die beiden Muskelanlagen vollständig bis zum Zungenbeinkörper, wo das periphersche Ende des Stylohyoideus halbmondförmig von vorn,

hinten und medial eine verdünnte sehnig veränderte Stelle des M. digastricus, an der kaum noch Muskelfasern zu erkennen sind, umgreift. Der Knorpel des zweiten Schlundbogens, der an der kranialen und medialen Seite des M. digastricus liegt, be-

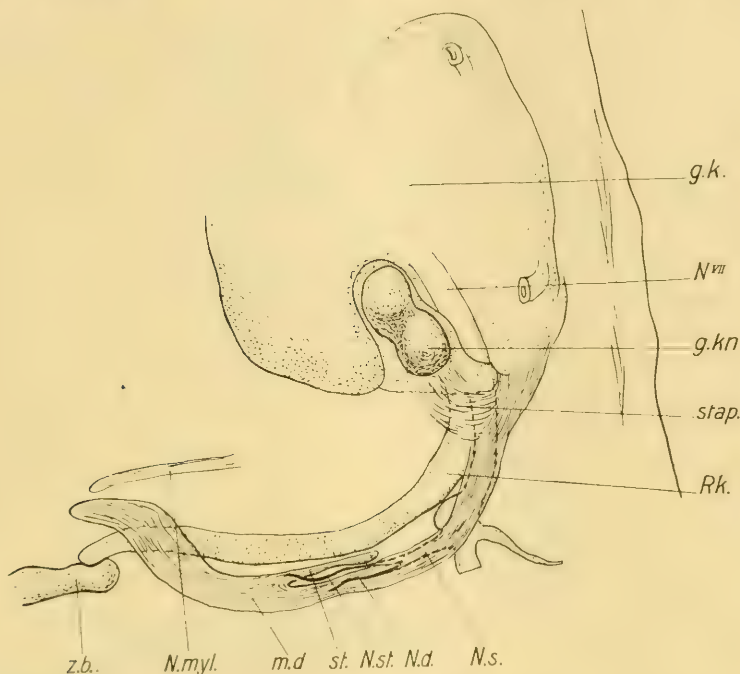


Fig. 19.

Menschlicher Embryo von 7 Wochen. Frontalprojektion aus frontalen Schnitten konstruiert. 40fach vergrössert. z. b. Zungenbein. N. myl. N. mylohyoideus. m. d. Medialer Teil des M. digastricus. st. M. stylohyoideus. N. st. N. stylohyoideus. N. d. N. digastricus. N. s. N. styloideus. R. k. Reichertscher Knorpel. stap. M. stapedius. g. kn. Gehörknöchelchen. N^{VII} N. facialis. g. k. Gehörkapsel.

ginnt jetzt allmählich seine bekannte Umbildung zu erfahren, indem seine bisher vorknorpelige Masse nur im kranialen und distalen Abschnitt hyalinen Knorpel erzeugt, während der zwischenliegende Teil bindegewebig bleibt. Dabei verliert der M. stylohyoideus in seinem mittleren Teile den begleitenden Knorpelstab,

und nur sein distaler Abschnitt (Cornu minus des Zungenbeins) und sein proximaler Abschnitt (Pr. styloides) behalten die Beziehungen zu dem Skelettteil. Gleichzeitig mit dieser Entwicke-

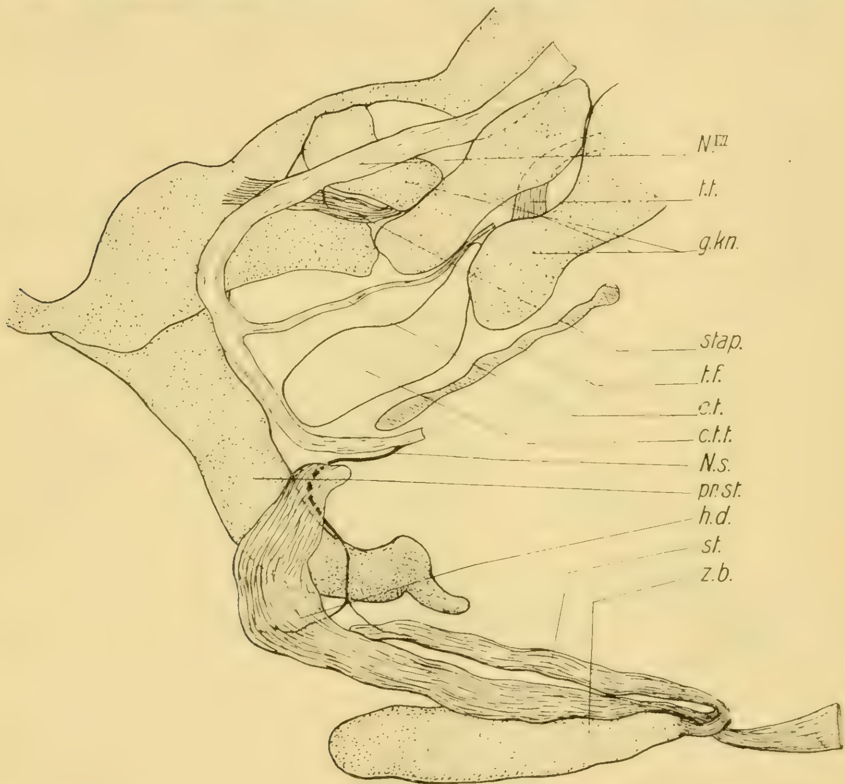


Fig. 20.

Menschlicher Embryo von 8—9 Wochen. Sagittalprojektion aus sagittalen Schnitten konstruiert. 40fach vergrössert. z. b. Zungenbein. st. M. stylohyoideus. h. d. Hinterer Bauch des M. digastricus. pr. st. Pr. styloideus. N. s. N. styloideus. c. t. t. Ein Teil des Canalis tubo-tympanicuc. c. t. Chorda tympani. t. f. Trommelfell. stap. M. stapedius. g. kn. Gehörknöchelchen. t. t. M. tensor tympani. N^{VII} N. facialis.

lung geht auch die schon erwähnte Umbildung im Bauche des M. digastricus vor sich, welche beim 8—9 wöchigem Embryo vollständig geworden ist. An der Stelle, wo er über den Reichertschen Knorpel hinwegzieht, ist er bindegewebig geworden und

zugleich verdünnt, was wohl damit zusammenhängen kann, dass der ursprünglich einheitliche Muskelbauch durch die Insertion des M. stylohyoideus am Zungenbeinfortsatze zusammengedrückt ist. Die oftmals beobachteten Verhältnisse der Zwischensehne des Muskels, ihre Beziehungen zu einer fascienartigen Ausbreitung der Sehnenfasern, sowie die quer zwischen den beiden vorderen Bäuchen herüberlaufenden Muskelfasern lassen sich unschwer damit erklären, dass die Muskelanlagen beider Seiten in der Mittellinie ursprünglich eng zusammenhängen, und dass dann bei ihrem Auseinanderweichen durch die Wachstumsverhältnisse quere oder schräge Muskelbündel zwischen beiden Bäuchen die ursprüngliche Annäherung bekunden. Man braucht nicht, wie Gegenbaur meint, darin die selbständige Entstehung des vorderen Bauches bewiesen zu sehen. Die Innervation des vorderen Bauches des Digastricus durch den N. mylohyoideus vom Trigeminus ist erst beim Embryo von 7 Wochen zu erkennen, zu einer Zeit, wo der mittlere Teil des M. digastricus sich sehnig umzubilden beginnt. Nach unserer Untersuchung würde also der M. digastricus als ursprünglich einheitlicher Muskel zuerst allein vom N. facialis versorgt werden. Wenn dann seine Muskelsubstanz durch Entwickelung der Zwischensehne eine Unterbrechung erfahren hat, die nicht von dem Nerven passiert werden kann, wird der vordere Bauch sekundär von jenem Trigeminusast innerviert, der von vornherein sehr nahe an dem vorderen Teil des Digastricus gelegen ist.

IV. M. stapedius.

Die von Rabl vermutete Zugehörigkeit der Anlage dieses Muskels zu der des Digastricus und stylohyoideus lässt sich beim menschlichen Embryo erweisen (cf. Fig. 22). Bei einem Embryo von sechs Wochen sieht man einen Haufen von Muskelblastem am kranialen Ende der Digastricusanlage zu der An-

heftungsstelle der Gehörknöchelchen an der Ohrkapsel, um die mediale Seite des N. facialis herum, ziehen, der sich seiner Lage und seiner weiteren Entwickelung nach als Anlage des M. stapedius ergiebt. Damit ist seine Zugehörigkeit zur Facialismuskulatur ontogenetisch erwiesen. In weiteren Entwickelungsstadium wird dieser Zellenhaufen von seinem Ursprungsort durch die Ausdehnung der Gehörkapsel abgetrennt, so dass beim Embryo in 8—9 Wochen schon keine Spur des ursprünglichen Zusammenhanges mehr zu erkennen ist (cf. Fig. 23). So wird der Muskel allmählich in die Paukenhöhle eingeschlossen, deren Entwickelung durch die ausgezeichnete Untersuchung von Hammar vollständig dargestellt ist, so dass hier auf eine eingehendere Darstellung verzichtet werden kann.

Über den auch zum mittleren Ohr gehörigen M. tensor tympani, der der Trigeminusmuskulatur angehört, will ich bemerken, dass er beim Embryo von 7 Wochen mit dem M. tensor veli palatini einen ganz einheitlichen Muskel darstellt, wie ja auch noch beim Erwachsenen der Zusammenhang der beiden Muskeln nachweisbar ist (Meyer, Rebmann, Rüdinger, Urbantschitsch), indem zuweilen der Tensor tympani durch eine Zwischensehne mit einem Muskelbündel der mittleren Portion des M. tensor veli palatini zusammenhängt, jedoch wollen wir hier nicht näher auf dieses Gebiet eingehen.

V. M. levator veli palatini und M. uvulae.

Diese beiden Muskeln sind ähnlich wie der M. stapedius durch ihre Verlagerung in die Tiefe vollständig von der übrigen Facialismuskulatur getrennt und im ausgebildeten Zustand haben sie gar keinen Zusammenhang mit den mehr oberflächlich liegenden übrigen Facialismuskeln. Ihre Entwickelung hängt natürlich innig mit der Entwickelung des Gaumens zusammen, der von den Oberkieferfortsätzen durch die Vereinigung ihrer medialen paarigen Platten gebildet wird. Dieser Prozess beginnt in der 8. Woche und durch ihn werden die beiden Nasen voneinander und von der eigentlichen Mundhöhle ge-

trennt. In der zweiten Hälfte des dritten Monats beginnt die Entwickelung des weichen Gaumens zum Velum palatinum und die Vereinigung der schon vorher erkennbaren Uvulazipfel zu dem unpaaren Organ. Dass die für den weichen Gaumen bestimmten Muskeln durch diesen Prozess nach der

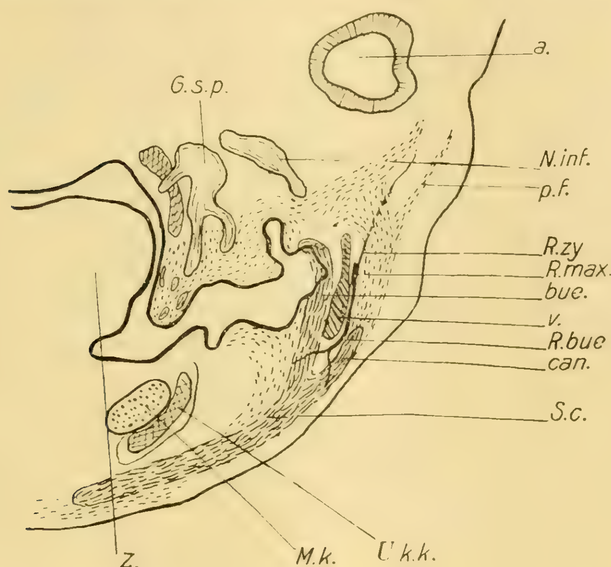


Fig. 21.

Derselbe menschliche Embryo wie Fig. 5. (Fig. 7 zeigt einen Schnitt, der etwas hinter diesem (Fig. 6) liegt. Frontalschnitt, 29 fach vergrössert. a. Auge. N. inf. N. infraorbitalis. p. f. Platysma faciei. R. zy. R. zygomaticus. R. max. R. maxillaris. buc. M. buccinator. v. Vena facialis anterior. R. buc. R. buccinatorius. can. M. caninus. S. c. Sphincter colli. u. k. k. Unterkieferknochen. M. k. Meckelscher Knorpel. z. Zunge. G. s. p. Ganglion sphenopalatinum.

Mittellinie hin verschoben werden und sich, wie es bei dem M. uvulae der Fall ist, sogar in der Mittellinie vereinigen können, ist leicht verständlich. Ist doch auch sehr häufig beim Erwachsenen die paarige Ausbildung des M. uvulae noch zu erkennen. In früheren Stadien ist deutlich zu bemerken, dass an den Ästen der Nervi palatini Muskelblastemgewebe angesammelt

ist, das deutlichen Zusammenhang mit dem tiefen Teil der Platysmaanlage erkennen lässt. In die vorderen Teile der Gaumenfortsätze kann man das myogene Gewebe nur undeutlich hinein verfolgen und dort kommt es auch nicht zur Ausbildung von Muskeln, weil da später der harte Gaumen entwickelt wird. Der hintere Teil der Gaumenfortsätze dagegen

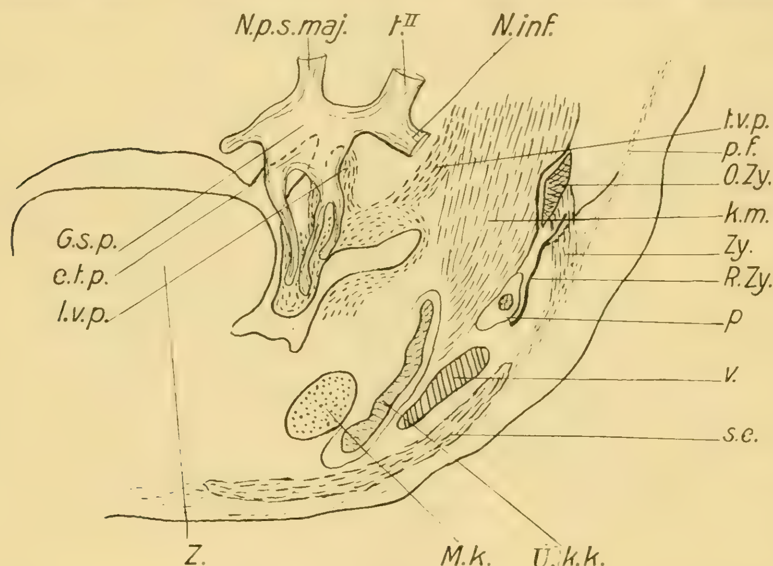


Fig. 22. (cf. Fig. 21.)

t. v. p. M. tensor veli palatini. p. f. Platysma faciei. O. zy. Os zygomaticum. k. m. Kaumuskulatur. zy. M. zygomaticus. R. zy. R. zygomaticus. p. Ausführungsgang der Parotisdrüsen. v. Vena facialis anterior. s. c. Sphincter colli. u. k. k. Unterkieferknochen. M. k. Meckelscher Knorpel. z. Zunge. l. v. p. M. levator veli-palatini. c. t. p. Canalis tubo-pharyngeus. G. s. p. Ganglion spheno-palatinum. N. s. p. maj. N. petrosus superficialis major. t^{II}, R. secundus N. trigemini. N. inf. N. infraorbitalis.

lässt diese Muskelanlagen kräftig zur Entwickelung gelangen. Mit dem Grösserwerden der Gaumenplatten verliert bald diese Gaumenmuskulatur ihren primären Zusammenhang mit ihrem Ursprungsblastem und entwickelt sich selbständig weiter, was sich zunächst darin zeigt, dass die Muskelanlagen neue Ansatzpunkte und Ursprünge gewinnen. Der M. uvulae sendet seine

Fasern zu den Anlagen des Os palatinum, der M. levator veli palatini schickt die Fasern an der Tuba auditiva entlang bis zum Os petrosum. Der sich früher differenzierende M. levator

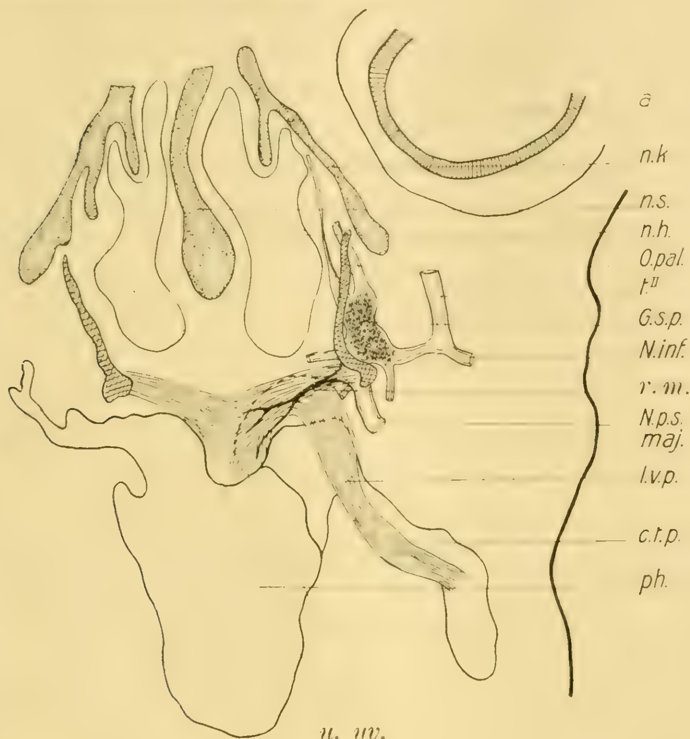


Fig. 23.

Menschlicher Embryo von 9 Wochen. Frontalprojektion aus frontalen Schnitten konstruiert. 40 fach vergrössert. a. Auge. n. k. Nasenkapsel. n. s. Nasenscheidewand. n. h. Nasenhöhle. o. pal. Os palatinum. tII R. secundus. n. trigemini, G. s. p. Ganglion sphenopalatinum. N. inf. N. infraorbitalis. r. m. Muskelast für M. azygos uvulae und levator veli palatini. N. p. s. maj. N. petrosus superficialis major. l. v. p. M. levator veli palatini. c. t. p. Canalis tubo-pharyngeus Ph. Pharynx. uv. Uvula. u. M. uvulae.

veli palatini erleidet seine hauptsächlichsten Veränderungen durch die Umlagerung und weitere Entwickelung der Tubae, auf deren Einzelheiten hier nicht näher eingegangen werden soll; während der Canalis tubo-tympanicus in der 6.—7. Woche

noch von vorn unten medial nach hinten oben lateral verläuft, kommt er weiterhin in eine horizontale Lage, um dann allmählich zu dem definitiven Verhalten überzugehen.

Der M. uvulae, der etwas später deutlich differenziert ist, verläuft in die Uvulazipfel, oder wenn diese schon ihre unpaare Form erreicht haben, mit dem der anderen Seite vereint in der Mediangegend. Seine Ursprungspartien divergieren stark seitlich, weil die Knochenpunkte der Ossa palatina, zu denen sie Beziehung haben, noch nicht median vereint sind. Erst wenn diese Teile nahe der Medianlinie liegen, dann bekommt der Muskel auch in seinen kranialen Teilen die sagittale Richtung seines Faserverlaufes. Die Nervenäste für diese Muskeln lassen sich leicht vom Facialis her verfolgen.

VI. Allgemeines über die Entwickelung der Gesichts-Muskeln.

Nachdem wir die Entwickelung und spezielle Differenzierung der Gesichtsmuskeln dargestellt haben, scheint es wünschenswert noch einige allgemeine Bemerkungen anzuknüpfen. Die zunächst so einfache Schichtung der Gesichtsmuskultur wird allmählich, wie wir sehen, immer komplizierter, was im wesentlichen durch die Lageveränderung der differenzierten Muskeln bedingt ist. Diese kann folgende Ursachen haben: 1. die Muskeln können im Laufe der Differenzierung ihren Ursprung unverändert bewahren, während ihre Angriffspunkte eine Verschiebung erleiden, 2. können umgekehrt die Angriffspunkte der Muskeln die gleichen bleiben, während ihre Ursprünge eine Änderung erfahren, 3. können sowohl Angriffspunkte als auch Ursprünge umgelagert werden. Die Beispiele für den ersten Fall bieten M. canino-triangularis, Caput zygomaticum m. quadrati labii superioris und M. corrugator supercilii, wie das oben ausführlich dargestellt wurde. Für den zweiten und dritten Fall finden sich

in der Gesichtsmuskulatur keine recht passenden Beispiele, wenn auch Ruge annimmt, dass die Herleitung des M. risorius zu der zweiten Gruppe gehört. Unter den Muskeln des Facialisgebietes, die nicht Gesichtsmuskeln sind, gehören M. uvulae und levator veli palatini, die in dem medialen Teile des Oberkieferfortsatzes zuerst angelegt sind, zu der zweiten Gruppe.

Dass der Verlauf der Nerven bei der Trennung der Muskelindividuen auch eine Rolle spielen kann, zeigt sich in folgender Thatsache. Bei einem Embryo von 7 Wochen verlaufen die für die Mm. buccinator und caninus bestimmten Facialisäste zwischen beiden Muskeln und begeben sich in der Nähe des Mundwinkels von unten in den M. caninus und von oben in den M. buccinator. Letzterer Ast hat eine Anastomose mit dem ebenfalls dort liegenden N. buccinator vom III. Ast Trigeminus. Im weiteren Verlaufe begiebt sich der R. maxillaris mit den Ästen des Infraorbitalis vom II. Ast Trigeminus zwischen dem M. auriculo-labialis superior und maxillo-labialis zur Oberlippe. Beim Embryo von 8—9 Wochen begeben sich die Facialisäste, die für den M. orbitomalaris, zygomaticus minor und major bestimmt sind, von unten in ihre Muskeln, nachdem sie eine kurze Strecke zwischen beiden Muskeln verliefen. So kann der Verlauf der Trigeminus- und Facialisäste doch vielleicht zur Schichtenbildung beitragen, wenn er natürlich auch nicht allein dafür verantwortlich zu machen ist. Ein noch besseres Beispiel bietet die Trennung des M. digastricus und stylohyoideus. Beide Muskeln bilden einen einheitlichen Muskel, solange der N. styloideus noch nicht in zwei Äste, N. digastricus posterior und N. stylohyoideus, geteilt ist. Die gemeinsame Muskelanlage aber differenziert sich mit der Teilung des N. digastricus zu den Mm. digastricus und stylohyoideus.

Dass man bei den vollständig differenzierten Gesichtsmuskel zahlreichen Verbindungen unter benachbarten Muskeln findet, die ihre ursprüngliche Einheitlichkeit verraten, sei es durch die

exakte Verbindung der Muskelbäuche, sei es durch den Austausch der Muskelfasern, ist bekannt. Dadurch, dass beide Hälften der Gesichtsmuskulatur in der Mittellinie zusammenhängen, bildet sie im ganzen mit dem Platysma des Halses eine kontinuierliche Hautmuskelschicht. Die Einteilung in drei Schichten, in eine oberflächliche transversale, in eine mittlere vertikale und eine tiefe transversale, die Henle aus deskriptiven Gründen gemacht hat, lässt sich weder in dieser strengen Form noch von unseren Gesichtspunkten aus aufrecht erhalten.

Mit der Insertion der Muskelfaser in der Haut hat sich vor allem Podvyssozky beschäftigt, nach dem die einzelnen Fasern in der Nähe der Epidermis in isolierte Fibrillen zerfallen, von denen jede in eine Fibrilla tendinea übergeht. Der grösste Teil dieser Fibrillen endet an den interpapillären Epithelzapfen, netzartig mit den benachbarten Fibrillen durchkreuzt. Einige dieser Fasern sollen auch zwischen die Epidermiszellen hineingehen; mit der Basalmembran des Epithels hängt ein grosser Teil der Fibrillen innig zusammen. Der Autor, der an einigen Haustieren und Menschen geforscht hat, fand diese Verhältnisse besonders beim Kaninchen sehr ausgedehnt. Um hierüber beim menschlichen Embryo die Klarheit zu erhalten, nahm ich von der Oberlippe von menschlichen Embryonen (26, 32 u. 34 Wochen alt) kleinere Stücke, die in die Sagittalserien zerlegt wurden. Dabei stellt sich heraus, dass in der That die Muskelfasern in Fibrillen zerfallen, die in feine Bindegewebsfibrillen übergehen. Der grösste Teil dieser verliert sich in netzförmiger Anordnung unter der Epidermis, während ein kleinerer Teil an der Basalmembran ansetzt. Zwischen die Epidermiszellen habe ich keine Fibrillen eintreten gesehen.

Über die Histogenese der Gesichtsmuskulatur ist festzustellen, dass die Fasern aus je einer spindelförmigen Blastemzelle mit einem Kern durch starkes Längenwachstum hervorgehen. Charakteristisch für die Gesichtsmuskulatur ist, dass

Fasern vom Anfang an durch ziemlich reichliches Bindegewebe getrennt sind und nicht wie bei der Rumpfmuskulatur eine dichtgedrängte epithelartige Anordnung zeigen. Das ist zweifellos von grosser funktioneller Bedeutung und erhält sich so ja auch dauernd, da im ausgebildeten Zustand die einzelnen vielfach getrennten Fasern zwischen dem Fett oder dem Bindegewebe zu ihren Ansatzstellen gehen, und auch in ihren gröberen Bündeln keine Fascien besitzen.

Das Auftreten von deutlicher Querstreifung scheint bei der Gesichtsmuskulatur bedeutend später als bei der der Extremitäten zu sein. Ich fand in der Lippenmuskulatur eines Embryo der 30. Woche erst deutliche Querstreifung, während diese bei einem 22 Wochen alten Embryo noch gar nicht und beim 26 wöchigen eben angedeutet war. Die Extremitätenmuskulatur zeigt deutliche Querstreifung vier, zum Teil auch mindestens sechs Wochen früher. Dass diese späte Differenzierung mit der funktionellen Sonderstellung der Gesichtsmuskeln zusammenhängt, ist sehr wahrscheinlich, denn die Gesichtsmuskeln differenzieren sich später als die Rumpfmuskeln.

VII. Entwickelung des N. facialis.

Obgleich schon bei der Schilderung der Entwickelung der Muskulatur, die des N. facialis vielfach erwähnt werden musste, scheint es mir doch sehr vorteilhaft, hier noch einmal im Zusammhang seine Entstehung darzustellen.

Der jüngste menschliche Embryo, den ich daraufhin untersucht habe, war ungefähr 23 Tage alt. Der N. facialis entspringt hier gemeinsam mit dem N. acusticus aus der Seitenwand des Hinterhirns. Schon innerhalb der Wurzelbündel kann man zwei Portionen unterscheiden, von denen die zum Acusticus gehörende zu einem Ganglion geht, das sich dem kranialen Umfang der

Gehörblase anlegt, während die zum Facialis gehörende an der Kranialseite der Gehörblase vorbei zur Oberfläche des Körpers zieht, um dort genau dorsalwärts von der ersten Schlundspalte in einem Ganglion zu enden. Dort ist die Epidermis stark verdichtet (38 μ gegen 17 μ in der weiteren Umgebung), grubenförmig vertieft und mit dem Ganglion so vereint, dass man

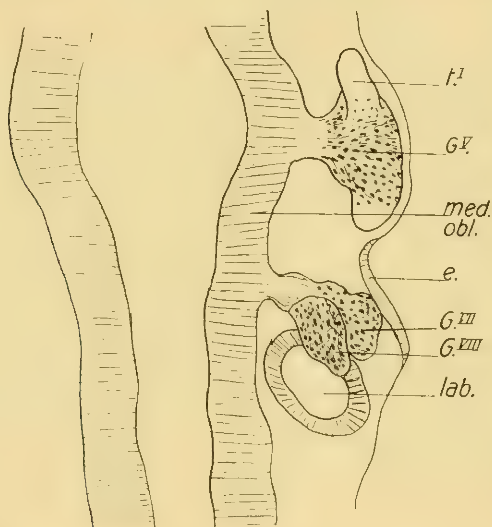


Fig. 24.

Menschlicher Embryo von 23 Tagen. Frontalschnitt durch die Abgangsstelle des N. facialis. 54 fach vergrössert. t^{I} R. primus n. trigemini. G^{V} Ganglion trigemini. med. obl. Medulla oblongata. e. Epidermisverdickung an der dorsalen Seite der Hyomandibularfurche. G^{VII} Ganglion geniculi. G^{VIII}. Ganglion acusticum. lab. Gehörblase.

beide Teile nicht voneinander sondern kann. Der N. glossopharyngeus entspringt medialwärts von der kaudalen Hälfte der Gehörblase und zieht ebenfalls zu einem Ganglion, das dorsalwärts von der zweiten Schlundspalte ganz ähnlich in der Epidermis endet. Auch der N. vagus zeigt diese Beziehungen zur Epidermis mit seinem Ganglion, auf die Froriep zuerst bei Rinderembryonen aufmerksam gemacht hatte.

Beim Embryo von ca. 24—25 Tagen verläuft die Facialiswurzel unmittelbar neben dem Acusticus, geht dann aber über die

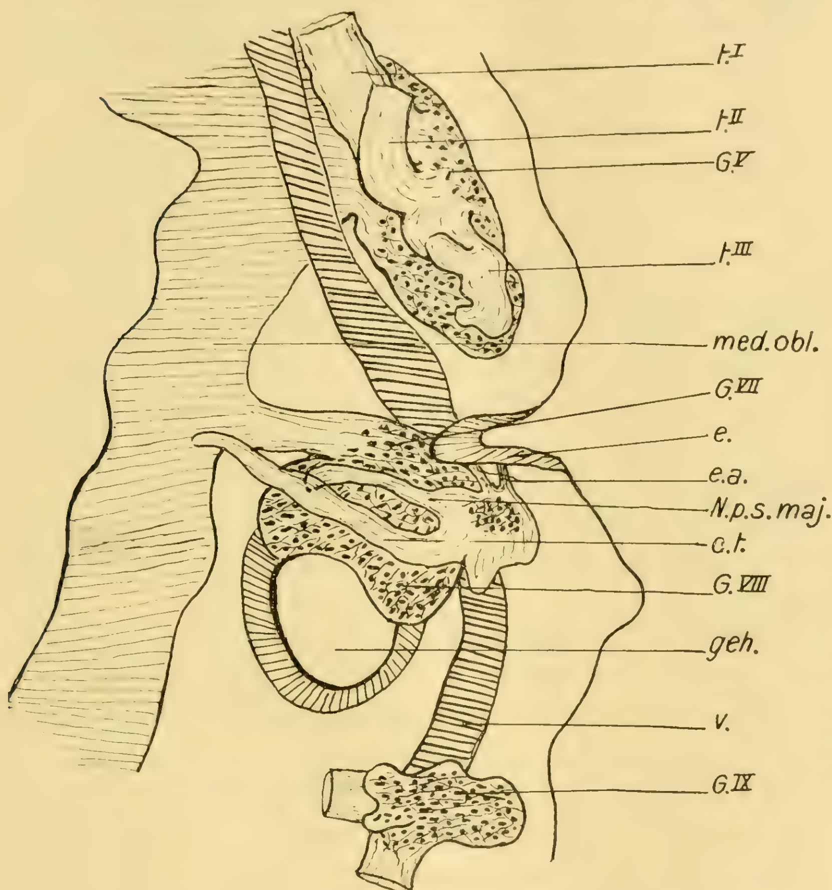


Fig. 25.

Menschlicher Embryo von 24—25 Tagen. Frontalschnitt durch die Abgangsstelle von N. facialis. G^{V} Ganglion trigemini. t^{I}, t^{II}, t^{III} R. primus und secundus und tertius n. trigemini. med. obl Medulla oblongata. G^{VII} Ganglion geniculi. e. Epidermisverdickung an der dorsalen Seite der Hyomandibularfurche. c. a. Verbindung des Ganglion geniculi. N. p. s. maj. N. petrosus superficialis major. c. t. Chorda tympani. G^{VIII} Ganglion acusticum. geh. Gehörblase. v. Kopfvene. G^{IX} Ganglion glossopharyngei.

Gehörblase kaudalwärts hin. An der ventro-lateralen Seite dieser Blase wird das Ganglion geniculi gebildet, das auf Frontalschnitten

eine mediale zellenreiche Partie erkennen lässt. Von dem Ganglion gehen zu der eben geschilderten Epidermisverdickung zwei kleine dicke Ästchen. Aus dem distalen Ende des Ganglion geht der N. facialis in eine kaudale Richtung über und biegt ventralwärts in das Gebiet des zweiten Schlundbogens ein. Aus seinem peripherischen Ende geht fast rechtwinkelig von dem Stamm ein starker Ast ab, der unter der ersten Schlundtasche zum Boden der Mundhöhle zieht und schon ganz deutlich als spätere Chorda tympani zu erkennen ist, wenn auch ihre Verbindung mit dem dritten Ast des Trigeminus noch nicht vorhanden ist. Chorda tympani und die Fortsetzung des N. facialis bilden nach Froriep den R. posttrematicus. Aus dem distalen Teile des Ganglion geht ein feiner, kranial und medianwärts verlaufender Ast hervor, der am dorsalen Rande der ersten Kiementasche zur Gegend des zweiten Astes des Trigeminus hinzieht. Dies ist der N. petrosus superficialis major (R. praetrematicus). Die Verbindung des Facialis mit dem Glossopharyngeus ist noch nicht zu erkennen.

Über die Zeitfolge, in der die Epidermisverbindungen der drei genannten Gehirnnerven (VII, IX, X) beim Menschen aufgehoben sind, kann man feststellen, dass zuerst das Ganglion des N. facialis, dann das des Glossopharyngeus und zuletzt das des Vagus die Verbindung mit dem oberflächlichen Epithel aufgiebt. Bei diesem Embryo ist der Facialis nur noch durch jene beiden kleinen Fasern mit dem Epithel in Verbindung; der Glossopharyngeus sendet beim 27—30 Tage alten Embryo einen Fortsatz zur Epidermis, während der N. vagus noch innig mit dem Epithel verwachsen ist. Über die Bedeutung dieser Schlundspaltenorgane haben sich van Wijhe und Froriep ausführlich geäussert, und ich kann mich im wesentlichen ihren Anschauungen anschliessen, will aber des näheren auf diesen Punkt hier noch nicht eingehen, weil ich das gesamte Facialisgebiet noch weiter vergleichend-entwickelungsgeschichtlich zu bearbeiten gedenke.

Bei dem Embryo von 25—27 Tagen wendet sich die Facialiswurzel, die dem N. acusticus und dem proximalen Teile seines Ganglion oral dicht anliegt, über den Schneckenteil der Gehör-

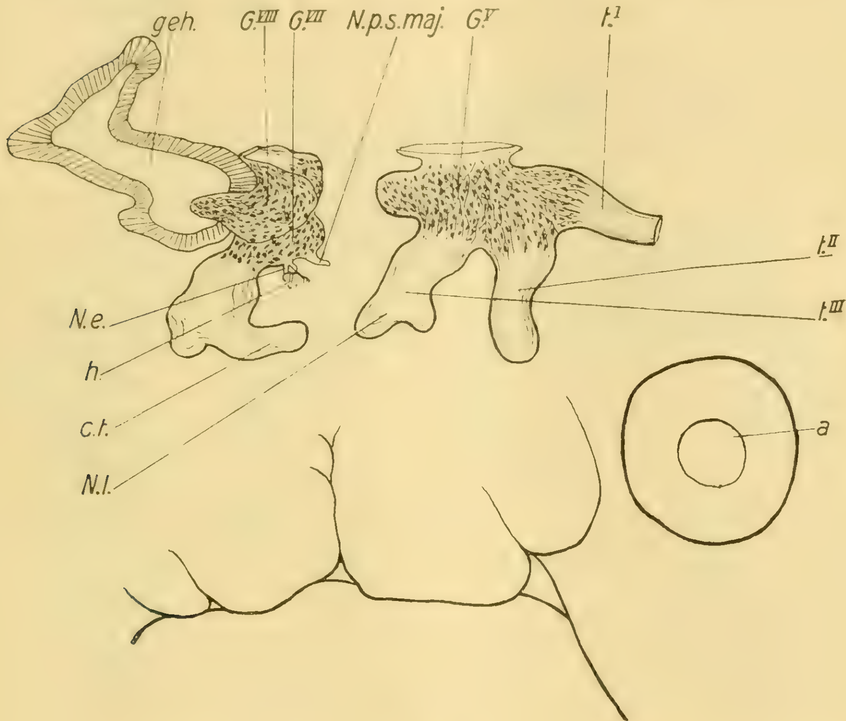


Fig. 26.

Menschlicher Embryo von 25—27 Tagen. Sagittalprojektion aus frontalen Schnitten konstruiert. 54fach vergrössert. a. Auge. G^{V} Ganglion trigemini. t^{I}, t^{II}, t^{III} R. primus secundus und tertius u. trigemini. N. l. N. lingualis. G^{VIII} Ganglion acusticum. G^{VII} Ganglion geniculi. N. p. s. maj. N. petrosus superficialis major. geh. Gehörblase. h. Mandibularfurche. N. e. Nn. epibranchiales. c. t. Chorda tympani.

blase lateral- und kaudalwärts hinweg; sein Ganglion liegt an der vorderen lateralen Seite des Ganglion acusticum. Die Epidermisverbindung des Ganglion besteht nur aus einem dünnen Nervenast, der zu der Epidermisverdickung an der dorsalen Seite

der ersten Schlundtasche zieht; ihre früher erwähnte trichterförmige Einsenkung ist deutlich flacher geworden.

Fig. 27.

Menschlicher Embryo von 27—30 Tagen. 50 fach vergrössert. Sagittalprojektion aus frontalen Schnitten konstruiert. a Auge. G^{V} Ganglion trigemini. t^{I}, t^{II}, t^{III} R. primus, secundus und tertius N. trigemini. b. Verbindungsast des R. II. N. trigemini mit N. petrosus superf. maj. l. N. lingualis. C. t. Chorda tympani. N. p. s. maj. N. petrosus superficialis major. G^{VII} Ganglion geniculi. G^{VIII} Ganglion acusticum. P. Die Anlage des Platysma. G^{IX} Ganglion glossopharyngei. Lab. Labyrinth. N. t. N. tympanicus. e. N. epibranchialis. h. Hyomandibularfurche.

Der sogleich etwas weiter distal entspringende Nervus petrosus superficialis major hat sich noch nicht mit dem zweiten Ast des Trigeminus verbunden, wenn er auch gegen früher bedeutend

länger geworden ist. In gleicher Höhe mit dem Ursprung dieses Nerven zieht aboral gewendet ein feiner Verbindungsast zum Ganglion des Nervus glossopharyngeus.

Dieser Verbindungsast liegt ganz dicht neben der grossen

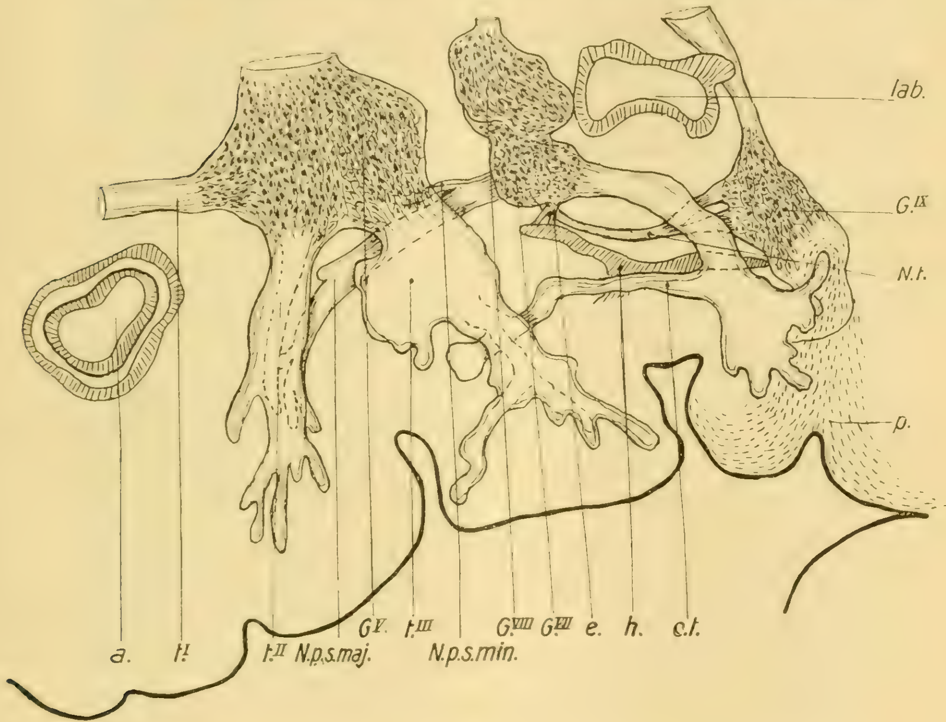


Fig. 28.

Menschlicher Embryo von 31—34 Tagen. Sagittalprojektion aus Sagittalschnitten konstruiert. 38 fach vergrössert. Erklärung wie Fig. 27. N. p. s. min. N. petrosus superficialis minor.

Kopfvene und ist ausserordentlich fein. Der nun vom Ganglion weitergehende Stamm verläuft zunächst kaudalwärts und dann ventral in den zweiten Schlundbogen, wo er in bekannter Weise verbreitet in seinem Muskelblastem endet. Nahe an seinem distalen Ende geht in fast rechtwinkeligem Verlaufe die Chorda tympani ab, die sich an den dritten Ast des Trigeminus anlegt,

von dem ihre Fasern aber noch ganz deutlich zu unterscheiden sind. Auffallend ist die bedeutende Dicke dieses Nerven.

Beim Embryo von 31—34 Tagen liegt die Facialiswurzel genau so zum Acusticus wie vorher. Die Fasern, die vom Ganglion geniculi zur Epidermisverdickung an der Schlundtasche ziehen, sind hier etwas deutlicher als beim vorigen Embryo, was vielleicht auf einer besonderen Varietät dieser Verhältnisse beruht, wie wir es nicht selten an rudimentären Organen finden. Der N. petrosus superficialis major ist jetzt stärker geworden und hat sich mit dem zweiten des N. trigeminus verbunden. Vom Ganglion spheno-palatinum ist noch nichts zu erkennen, dies ist erst in der 6. Embryonalwoche ganz deutlich. Die Chorda tympani hat sich jetzt vollkommen mit dem N. lingualis vermischt. Die Verbindung des N. facialis mit dem Ganglion N. glossopharygei ist jetzt ganz deutlich geworden. Ferner ist die Anlage des N. petrosus superficialis minor zu erkennen, indem nahe dem Ursprung des N. petrosus superficialis major ein kleiner Ast zum Ganglion des Trigeminus hinzieht; vom Ganglion oticum ist noch nichts zu erkennen. Es ist gewiss bemerkenswert, dass diese kranialen Äste des Facialis so gut entwickelt sind, während von den peripherischen Ästen noch kaum etwas zu erkennen ist. Bevor wir die peripherischen Äste noch einmal kurz im Zusammenhang besprechen, wollen wir noch einige Bemerkungen über die kranialen Äste machen.

Der N. petrosus superficialis major.

Er entspricht nach Froriep einem R. praetrematicus, und nach Kuppfer dem N. palatinus der Amphibien, Dipnoer und Fische, wo er am Pharynxdache eine mit zahlreichen Endknospen ausgestattete Falte der Schleimhaut innerviert, um dort bis zur Grenze von Pharynx und Stomodaeum zu gehen, wo er mit den Zweigen des N. maxillaris trigemini und des Ophthalmicus

profundus anastomosiert. Hier besitzt er also keine motorische Fasern. Bei Menschen ist der Übergang motorischer Fasern aus dem Facialis in den N. petrosus superficialis major durch pathologische und physiologische Thatsachen wahrscheinlich gemacht, wenn auch der experimentäre Beweis hierfür noch nicht sicher erbracht ist. Ob dem Facialis durch diesen Verbindungsast auch sensible Fasern vom Trigeminus beigemischt werden, ist sehr zweifelhaft.

Nach meinen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen scheint der N. petrosus superficialis major zwei verschiedene Sorten von Nervenfasern zu besitzen, die dann am leichtesten zu sehen sind, wenn die Verbindung des Nerven mit dem zweiten Ast des Trigeminus eben hergestellt wurde, das Ganglion sphenopalatinum aber noch nicht gebildet ist. Man sieht dann, dass ein Teil des N. petrosus superficialis major in den N. sphenopalatinus, der zum später entstehenden Ganglion führt, hineingeht, während ein anderer Teil, ohne zunächst die Verbindungen mit dem Trigeminus zu haben, in den Oberkieferfortsatz verläuft. Letztere Äste würden dann die motorischen Bestandteile des Nerven vom Facialis herführen und in dem ersten Teil könnten sehr wohl sensible Fasern vom Trigeminus zum Facialis hin verlaufen. Das Ganglion sphenopalatinum wird nach der Herstellung der Verbindung zwischen N. petrosus superficialis major und N. sphenopalatinus durch die Einwanderung von Nervenzellen aus dem Ganglion trigemini oder aus dem Ganglion geniculi oder aus beiden gebildet. Alsdann entwickelt sich das Ganglion sphenopalatinum schnell, so dass die zuerst neben dem Ganglion liegenden Nervenäste des N. facialis in das Ganglion selbst aufgenommen werden. Die motorischen Fasern des N. petrosus superficialis major passieren wahrscheinlich das Ganglion, ohne mit ihm direkte Beziehung zu haben.

N. tympanicus.

Der N. tympanicus geht im ausgebildeten Zustand vom vorderen Rande des Ganglion petrosum zur unteren Öffnung des Canaliculus tympanicus und so in die Paukenhöhle, um sich dort mit dem N. petrosus superficialis minor zu verbinden, der vom Ganglion oticum herkommt. Die Anlage des N. tympanicus ist etwas später als die des N. petrosus superficialis major und der Chorda tympani. Sie erscheint als ein feiner Streifen, der aus dem Ganglion N. glossopharyngei entspringt und an der lateralen ventralen Seite der Gehörkapsel entlang der medialen Wand der Kopfvene zum distalen Ende des Ganglion des Facialis zieht. Die Strecke zwischen dem Ganglion des Facialis und des Trigeminus (N. petrosus superficialis minor) bildet sich 3 bis 4 Tage später. Allmählich erst bildet sich aus der sehr feinen Anastomose der Nerv, der also zu Anfang nicht so dick angelegt ist, wie sonst die Nerven des Embryos. Beim Embryo von 34 Tagen verläuft der N. petrosus superficialis minor vom proximalen Teile des N. petrosus superficialis major zu der ventralen distalen Seite des Ganglion trigemini, da das Ganglion oticum noch nicht gebildet ist. Zu der Zeit ist der am Ganglion des Glossopharyngeus befindliche Teil des N. tympanicus bedeutend verdickt, im Vergleich mit dem am Ganglion des Facialis befestigten Teile, so dass man die Nervenfasern dort erst deutlich sehen kann. Nach Kupffer entspricht der Nerv dem R. recurrens n. facialis, der eine Längskommissur zwischen dem Ganglion des Vagus und dem Ganglion maxillomandibulare darstellt. Diese Kommissur ist nach Kupffer keine primäre und keine centrogene; sie entsteht nicht aus den Zellen der dorsalen Neuralleiste des Gehirns, sondern ist eine peripherische Bildung. Am Ganglion des Facialis nimmt eine Epidermisleiste ihren Anfang, erreicht vorn das nahegelegene Ganglion maxillomandibullare und erstreckt sich bis zu den hinteren Ganglien des Vagus und des Glossopharyngeus. Aus ihren Zellen ent-

steht der Nerv. Die Entwickelung beim Menschen kann insofern einige Ähnlichkeit mit jenen Thatsachen haben, als der Nerv zuerst in der Strecke zwischen dem Ganglion des Glossopharyngeus und des Facialis als feiner Streifen vorhanden ist, der sich später oralwärts begiebt. Das Aussehen des Streifens ist so eigenartig verschieden von anderen centrogenen Nerven, dass er dadurch mindestens einen bemerkenswerten Unterschied von jenen erkennen lässt. Auch das späte Auftreten deutlicher Nervenfasern kann in diesem Sinne gedeutet werden.

Chorda tympani.

Wie schon früher gesagt, ist die Verbindung der Chorda tympani mit dem Trigeminus sehr früh vorhanden, wie sie überhaupt in der Entwickelung fast allen Ästen des Facialis vorangeht (cf. Rabl, „Über das Gebiet des N. facialis"). Froriep hat die Chorda nicht als einen R. praetrematicus des Facialis angesehen, weil sie zwischen der ersten und zweiten Schlundtasche bei den Säugetierembryonen verläuft, was auch für den Menschen zu bestätigen ist. Froriep hat die Chorda tympani des Rindsembryo mit dem R. mandibularis externus von Torpedo ocellata homologisiert, der vom R. hyoideus entspringend sich kranialwärts wendet, um die ventrale Wand der ersten Schlundtasche herum, um dann in das Gebiet des ersten Visceralbogens hineinzutreten. Nach O. Strong, Gaupp, Pollard entspricht die Chorda dem R. mandibullaris internus, der bei Amphibien als Ast des Hyomandibularis vom Facialis kommt und sensible und motorische Fasern für den Pharynx und die Zunge enthält. So schliesst sich bei Amphibien der Nerv, der bei den Fischen präspirakular liegt, an die postspirakulare Hauptportion des Facialis an. Während die Geschmacksfunktion der Chorda tympani zweifellos erwiesen ist, ist darüber, ob sie auch motorische Fasern enthält, noch keine Sicherheit erzielt, während diese für jenen Nerv der Amphibien feststeht. Der beim Embryo zu-

nächst ausserordentlich einfache Verlauf der Chorda wird dadurch bald wesentlich komplizierter, dass sich die Gehörknöchelchen und zuletzt das Mittelohr entwickeln; doch brauchen wir hier auch auf diese durchaus leicht verständlichen Schicksale der Nerven nicht weiter einzugehen.

Die peripherischen Äste des N. facialis.

Die Ausbreitungsweise der peripherischen Äste des N. facialis hat Rabl damit erklärt, dass der M. facialis das Myothel des Hyoidbogens innerviert. Dieses Myothel bildet das embryonale Platysma, welches zuerst im Bereiche des Hyoidbogens zur Entwickelung kommt und dann von hier aus vor und hinter der Anlage des äusseren Ohres nach aufwärts wächst und durch weitere Differenzierung und Zerfall die gesamte mimische Gesichtsmuskulatur liefert. Der Nerv folgt dem Muskel und verästelt sich in dem Masse als dieser sich spaltet. Dieser Thatsache wird man ganz leicht beistimmen, wenn man die obige Beschreibung der Entwickelungsweise des peripherischen Teils des N. facialis verfolgt.

Der Facialisstamm teilt sich zuerst in der postauricularen Gegend in zwei Äste, den R. auricularis posterior und die Fortsetzung des Facialisstammes; die letzte wieder in drei Äste: R. temporalis, R. maxillaris und R. cervicofacialis. Sehr frühzeitig findet man bei dem menschlichen Embryo vom Hauptstamm des Facialis ausser den vier eben beschriebenen Ästen einen Ast zur hinteren Seite und einen Ast zur vorderen Seite der Ohrmuschel gehen, um dort liegende Muskel zu innervieren. Im weiteren Verlauf der Entwickelung erhalten sich diese Zweige nicht als selbständige Äste, sondern werden einmal in den Verlauf des Auricularis posterior und dann in den des Temporalis hineingezogen, so dass sie als Nebenäste dieser Teile des Facialis erscheinen. Es scheint diese Thatsache deswegen von Interesse

zu sein, weil wir bei Halbaffen zeitlebens einen doppelten Auricularis posterior finden, wie vorübergehend beim menschlichen Embryo.

Die weitere Entwickelung der peripherischen Äste des N. facialis wollen wir hier nicht noch einmal ausführlicher darstellen, weil dies schon bei der Schilderung der Muskulaturentwickelung ausführlich genug geschehen ist. Durch die wiederholten dichotomischen Teilungen der Äste bekommt der N. facialis eine strahlenförmige Ausbreitung von der postaurikularen Gegend in die Seitenfläche des Gesichtes und Halses hin. Die gröberen und feineren Endäste verbinden sich untereinander durch die Seitenzweige zu Geflechten, die um so komplizierter werden, da sich auch die Endzweige des Trigeminus an ihnen beteiligen.

Über diese Eigentümlichkeiten in der peripherischen Ausbreitung des N. facialis sagt Gegenbaur in seiner „Anatomie des Menschen": „im Plexus parotideus besteht eine Auflösung und eine maschige Durchflechtung der Faserzüge des Facialis. Aufwärts tretende Züge werden wieder abwärts abgelenkt und umgekehrt, sie bilden mit anderen eine neue Kombination, woraus unter Wiederholung dieses Verhaltens eben dieses Geflecht entsteht. Für diese eigentümliche Bildung wird als Kausalmoment eine stattgefundene Umlagerung der Antlitzmuskulatur angenommen werden müssen, so dass jene Muskeln, die wir eben als Differenzierung des Platysma betrachten, noch nicht von vornherein die ihnen zukommende Lokalität einnahmen und mit ihrer Wanderung zugleich Veränderungen in der Anordnung der ihnen zugehörigen Facialiszweige hervorrufen." Eisler gelangte nach seinem Studium über die Plexusbildung der metamerischen Nerven zu der Anschauung, dass die nächste Ursache für die Bildung ihres inneren Plexus in der Verschiebung der Urwirbelelemente gegen- und durcheinander während des Einwachsens des Urwirbels in die Rumpfwand besteht, bevor noch überhaupt die Zellen sich zur Bildung abgegrenzter Endorgane gruppiert haben.

Dass die Muskulatur im Antlitzteile, während ihrer Entfaltung, sowohl viele örtliche Verlagerungen als auch mancherlei schichtweise erfolgte Neubildungen der Muskeln durchgemacht hat, bevor sie zu der Lage kommt, die uns die Anatomie des ausgebildeten Menschen lehrt, ist klar durch die im Kapitel der Gesichtsmuskulaturentwickelung gemachte Beschreibung. Durch diesen Prozess wurden die Facialisäste ausgesponnen und kamen hier untereinander in Berührung, während dort nahe gelegene dagegen voneinander entfernt werden; so können wir nach der Anschauung von Gegenbaur leicht verstehen, wie der Plexus nervi facialis s. Plexus parotideus sich ausbilden musste.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Bardeleben, Muskeln und Muskelmechanik. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte von Merkel und Bonnet. 1901.
2. Chaine, Sur les connexions du Mylohyoïdien et du Paucier des Oiseaux. Procès-verbaux des séances de la Société des Sciences physiques et naturelles de Bordeaux. 1898—99.
3. — Connexions du mylohyoidien et du digastrique chez les mammifères. Ebenda 1900. 19 juillet.
4. Cuvier, Leçons d'anatomie comparée.
5. Collan, Communication between the facial and glossopharyngeal nervous. The journal of anat. and physiol. Vol. 29. 1895.
6. Eisler, Über die Ursache der Geflechtbildung an den peripheren Nerven. Verh. anat. Gesellschaft. 16. Vers. Halle a. S.
7. Ehlers, Über die Gesichtsmuskulatur des Gorilla. Abhandl. d. kgl. Ges. d. Wissenschaften zu Göttingen. Bd. 28. 1881.
8. Froriep, Über dss Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. 1887.
9. — Über den Hautmuskel des Halses und seine Beziehung zu den unteren Gesichtsmuskeln. Arch. f. Anat. u. Physiologie. 1877.
10. — Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1885.
11. — Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. von Merkel u. Bonnet. 1892 u. 1894.
12. Gegenbaur, Anatomie des Menschen.
13. — Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Rücksicht auf wirbellose Tiere.
14. Gurlt, Anatomie der Haussäugetiere.
15. Gaupp, Die Metamerie des Schädels. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgeschichte von Merkel u. Bonnet. 1897.
16. Hammer, Studien über die Entwickelung des Vorderdarmes und einiger angrenzender Organe. I. Abt.: Allgemeine Morphologie der Schlundspalten beim Menschen. Entwickelung des Mittelohrraumes und des äusseren Gehörganges. Arch. mikr. Anat. Bd. 59.

17. His, W., Die Entwickelung der menschlichen und tierischen Physiognomien. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1892.
18. — Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1887.
19. — Anatomie menschlicher Embryonen.
20. His-Spalteholz, Handatlas der Anatomie des Menschen.
21. His, W. jr., Zur Entwickelungsgeschichte des Acustico-Facialisgebietes beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Suppl. 1889.
22. Henle, Grundriss der Anatomie des Menschen.
23. — Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen.
24. Hertwig, Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere.
25. — Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere.
26. Killian, Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verh. d. anat. Gesellsch. 1891.
27. Koelliker, Handbuch der Gewebelehre.
28. — Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere.
29. Kupffer, Die Entwickelung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandl. der anat. Gesellsch. 1891.
30. — Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. von Merkel u. Bonnet. 1892 u. 1995.
31. Minot, Entwickelungsgeschichte des Menschen.
32. Perregaux, Einiges über die Lippenmuskulatur der Säugetiere. Inaug.-Diss. Bern. 1884.
33. Poirier, Traité d'anatomie humaine.
34. Rauber, Anatomie des Menschen.
35. Ruge, Über die Gesichtsmuskulatur des Halbaffen. Morphol. Jahrb. XI. Bd. 1886.
36. — Die vom Facialis innervierten Muskeln des Halses, Backen und des Schädels eines jungen Gorilla (Gesichtsmuskeln). Morph. Jahrb. XII. 1886.
37. Rex, Hugo, Ein Beitrag zur Kenntnis der Muskulatur der Mundspalte des Affen. Morph. Jahrb. XII. 1886.
38. Rabl, Über das Gebiet des N. facialis. Anat. Anz. Bd. II.
39. — Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1892.
40. Schwalbe, Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane.
41. Schneider, Über die vergleichende Anatomie und Entwickelung des Muskelsystems der Wirbeltiere im Sitzungsbericht der oberhessischen Gesellsch. 1873.
42. Schenk, Embryologie des Menschen.
43. Testut, Traité d'anatomie humaine.
44. Toldt, Anatomischer Atlas.

Aus dem anatomischen Institut zu Göttingen.

DIE FASCIEN UND APONEUROSEN DER ACHSELHÖHLE.

ZUGLEICH EIN BEITRAG ZUR ACHSELBOGENFRAGE.

VON

F. HEIDERICH,
GÖTTINGEN.

Mit 12 Abbildungen im Text.

Die Darstellungen der Fascien der Achselhöhle fehlen in den älteren anatomischen Werken meist überhaupt, oder sie sind sehr unvollständig. So erwähnt Blandin (1) die Achselfascie nur als eine Aponeurose, die sich vom M. lat. dorsi zum M. pector. maj. herüberspanne und der Lamina cribrosa des Oberschenkels zu vergleichen sei, ohne etwas über ihren Ursprung und ihr Verhalten zur Armfascie zu sagen. Velpeau (2) geht aus chirurgischem Interesse etwas näher auf die Achselfascie ein. Er beschreibt den die Achselhöhle nach unten abschliessenden Teil der Achselfascie als Fortsetzung und Teil der Armfascie, die zum M. lat. dorsi und zum M. pector. maj. je ein oberflächliches und ein tiefes Blatt entsendet. Das tiefe Blatt geht von der Innenseite des M. lat. dorsi auf die Hinterseite der Mm. pector. über. Zwischen den Rändern der Achselhöhle ist dieses Blatt von einem Zellgewebe bedeckt, das aus einer Verdoppelung der Fascie hervorgegangen zu sein scheint. Als eigentliche Achselfascie (aponévrose axillaire) beschreibt Velpeau nur die Fascia coraco-clavicularis, die von der Clavicula und dem Proc. coracoideus ausgeht, mit der hinteren Fascie des M. deltoideus und hierdurch auch mit der Schulterfascie in Verbindung tritt, den M. pector. min. und die gemeinschaftliche Sehne der Mm. coraco-brachialis und biceps umfasst und mit dem Gefäss- und Nervenbündel im Zusammenhang steht. Einen Teil dieser Fascia coraco-clavicularis hat Gerdy (3)

„ligament suspenseur de l'aisselle“ genannt, da er eine innige Verbindung dieses Teiles mit der Haut der Achselhöhle festgestellt zu haben glaubte, und ihm die Einziehung der Achselhaut zuschrieb. Nach Gerdy heftet sich die Spitze dieses dreieckigen Ligamentes an dem Proc. coracoideus, die Basis an der Achselhaut fest, es steht der eine seiner Seitenränder im Zusammenhang mit der Sehne der Mm. coraco-brachialis und biceps und der von der Sehne des M. pector. maj. ausgehenden Fascie, während der andere sich vor und hinter dem M. pector. min. ausbreitet. In der dritten Auflage seiner Traité d'anatomie etc. augmenté, wie auf dem Titelblatt vermerkt ist, en particulier de tout ce qui concerne les travaux modernes sur les aponévroses, acceptiert Velpeau (4) nicht den Namen „ligament suspenseur de l'aisselle“, sondern glaubt, dass dieser Teil der Achselfascie vielmehr Ligament clavi-axillaire oder coraco-claviculaire oder noch besser einfach axillaire zu nennen sei. Langer (5) lässt die Achselfascie aus der Fascia coraco-clavicularis entstehen (die Arbeit von Gerdy berücksichtigt er nicht), sich nach Umkleidung des M. pect. min. über die Achselgrube zur Innenseite des M. lat. dorsi umschlagen und am Aussenrande der Scapula befestigen. In die Armfascie setzt sie sich mit zwei Schenkeln fort, deren einer an der Insertion des M. pect. min., deren anderer auf der Sehne des M. lat. dorsi befestigt ist, und die durch einen bogenförmigen Rand, den „sehnigen Achselbogen“ miteinander verbunden sind. Dieser Sehnenbogen, dem ein anderer, der den Beginn der Armfascie bildet (Armbogen), gegenübersteht, soll den Gefässen und Nerven den Weg zum Arme ermöglichen. Die beiden Arbeiten von Gerdy und Langer dienten den in den folgenden Jahren erschienenen Lehrbüchern als Grundlage der Darstellung der Achselfascie (Hyrtl [6] u. a.), bis Luschka die Achselhöhle in der Inauguraldissertation von Elsässer (7) neu bearbeiten liess. Dieser konnte sich weder von der Berechtigung des Namens „ligament suspenseur de l'aisselle“ von

Gerdy noch von der Existenz des Langerschen sehnigen Achselbogens und Armbogens überzeugen. Im übrigen stimmt seine Beschreibung der Achselfascie in den wesentlichen Punkten mit der schon von Velpeau gegebenen Darstellung überein, wenn auch dessen Nomenklatur und die Art der Ableitung der Fascie eine etwas andere ist. Luschka (8) folgt in seiner Anatomie des Menschen der Darstellung von Elsässer, während Hyrtl (9) in der fünften Auflage seiner topographischen Anatomie zwar auf das Ligamentum suspensorium verzichtet, dagegen den Langerschen Achselbogen acceptiert. Auch Henle (10) erkennt den Achselbogen Langers an. Eine von der der übrigen Autoren völlig abweichende Ansicht äussert Poirier (11), indem er behauptet, die Achselfascie existiere überhaupt nicht. Auch in seiner Traité d'anatomie (12) betont Poirier nochmals seinen Standpunkt in folgenden Sätzen: „J'ai cherché longtemps et en vain cette aponévrose transversant et fermant la cavité axillaire . . . . En somme la dissection montre, que les aponévroses remontent le long des parois musculaires de l'aisselle, jusqu'aux insertions des muscles, qui forment ces parois. Elle contredit formellement l'existence d'une aponévrose transversant la cavité axillaire pour aller du grand pectoral au grand dorsal.“ Das Ligamentum Gerdy hält Poirier nicht für eine Aponeurose, sondern für „tissue cellulaire soucutané épaissé et condensé“, das in weiter Ausdehnung in der Haut der Achselgrube endigt. Der Langerschen Armbogen erkennt Poirier als konstantes Gebilde an. Er nennt es „arc brachial“, übersetzt dieses aber mit Achselbogen, eine offenbare Verwechslung der Namen. Die letzte Arbeit über die Achselfascie stammt von Charpy und Soulié (13). Diese Autoren unterscheiden ausser der unter der Achselhaut liegenden cribrösen Fascia superficialis zwei Teile der eigentlichen Achselfascie, nämlich: 1. Le ligament de Gerdy ou la portion coracoidienne, 2. La portion scapulaire. Der erste Teil entspricht

dem von Gerdy beschriebenen ligament suspenseur de l'aisselle; doch ist dieses Band nach Charpy und Soulié nicht homogen, sondern man kann einen fibrösen und dichten Fächer in ihm absondern, dessen Spitze an dem Proc. corac. angeheftet ist, dessen Basis nach Durchtritt durch die oberflächliche Fascie in die Achselhaut eindringt und dessen bogenförmige Ränder gegen

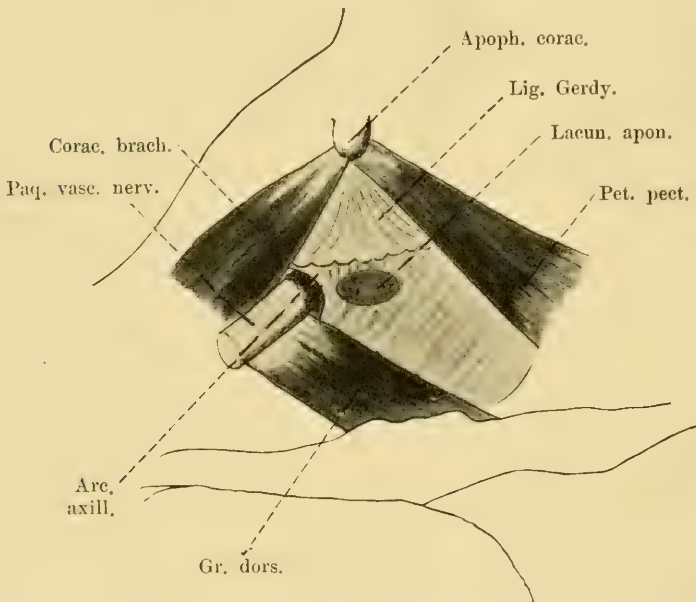


Fig. 1.

Nach Charpy und Soulié. „L'aponévrose axillaire, après ablation du fascia superficialis et des gaines musculaires. Ses deux portions constitutives; la partie brachiale est simplifiée et schématisée.

die Mm. coraco-brachialis und pect. min. durch eine dünne zellige Partie abgesetzt sind. Dieses Band lässt sich in zwei Blätter zerlegen, die mit der Hülle des M. pect. min. in Verbindung stehen. Die „portion scapulaire" ist trapezförmig. Ihr oberer Rand hängt mit dem unteren Rande des Lig. Gerdy zusammen, sein abgerundeter unterer Rand spannt sich vom unteren Rande des M. pect. min. zum unteren Rande der Scapula aus, sein

innerer Rand stösst an den Aussenrand des M. pect. min. und sein Aussenrand heftet sich an dem Axillarrand des Schulterblattes fest. Der Aussenrand ist bedeckt von dem M. lat. dorsi, der äussere obere Winkel von der Armfascie. Zur Orientierung lasse ich in Fig. 1 die Abbildung 2 von Charpy und Soulié folgen. Armwärts schneidet die Achselfascie in einem Bogen, dem Achselbogen, ab. Dieser Achselbogen ist also bedeckt von der Armfascie, die sich bis zum Rande der „lacune aponévrotique" einer Vertiefung in der Achselfascie, in der Lymphknoten liegen, fortsetzt. Er spannt sich vom Axillarrand des Schulterblattes zur fibrösen Hülle des M. coraco-brachialis hinüber. Armwärts hört er nicht scharfrandig auf, sondern setzt sich in bogenförmigen Fasern fort, die sich vom Septum intermusculare internum zum M. coraco-brachialis begeben, und so eine unter der Armfascie gelegene zweite Überdachung des Canalis cruveillhianus bilden. Einen Armbogen konnten die beiden Autoren nicht finden. Die Durchsicht der Litteratur ergiebt also die bemerkenswerte Tatsache, dass von den beschriebenen Teilen der Achselfascie kein einziger allgemeine Anerkennung gefunden hat, und dass auch die Nomenklatur keineswegs einheitlich ist.

Auch meine Befunde decken sich mit keiner der in der Litteratur niedergelegten Anschauungen völlig.

Bevor ich auf die Fascien der Achselhöhle eingehe, muss ich einige Bemerkungen über die Struktur der Fascien voraussenden, die, wie wir weiterhin sehen werden, für die spezielle Betrachtung von einschneidenster Bedeutung sind. Untersuchen wir die „bindegewebigen Membranen", um eine indifferente Bezeichnung zu wählen, die wir zwischen den Muskeln und zwischen Muskel und Haut finden, und die unter dem gemeinsamen Namen Fascien[1]) be-

1) Die französischen Autoren nennen diese Gebilde: „aponévroses". Doch gehören zu diesen „aponévroses" auch die flächenhaft ausgebreiteten Sehnen einiger Muskeln. Nicolas (in Poiriers Traité d'anatomie. Vol II. pag. 75. 1896) unterscheidet deshalb zwischen „aponévroses d'enveloppe" und „aponévroses

schrieben werden, so ergiebt sich, dass diese Gebilde weder morphologisch noch genetisch gleichartig sind, sondern dass wir hier zwei[1]) verschiedene Arten bindegewebiger Membranen scharf unterscheiden müssen. Die erste Art dieser Membranen besteht aus formlosem Bindegewebe, das seine membranöse Ausbreitung seiner Umgebung verdankt. Bei mageren Individuen sind diese Membranen ziemlich derb und gleichmässig, bei fetten Individuen dagegen reichlich von Fett durchsetzt, nach dessen Entfernung sie ein cribröses Aussehen haben. Oft kann man sie in mehrere, wenn auch unvollständige Schichten zerlegen. Die Membranen der anderen Art dagegen sind ausgezeichnet durch ihren sehnenartigen Glanz. Und in der That haben diese Gebilde eine der Sehne sehr ähnliche Struktur, da sie aus zum allergrössten Teil parallelen Faserbündeln bestehen. Diese Membranen werden nie durch Fetteinlagerungen auseinander gedrängt, sie lassen sich auch nie, selbstredend erst nach Entfernung des darüber gelagerten lockeren Bindegewebes, in mehrere Schichten zerlegen, es sei denn, dass thatsächlich mehrere solcher Membranen übereinander liegen. Ferner sind die Beziehungen beider Membranarten zu dem Muskel grundverschieden: während die Membranen der ersten Art dem Muskel ausschliesslich als Hülle dienen, und mit dem Perimysium oft so innig zusammenhängen, dass man sie von diesem nur mit Hilfe des Messers abpräparieren kann, stehen die Membranen der zweiten Art zur Muskelsubstanz selbst

d'insertion", eine mehr auf topographischen Gesichtspunkten basierende Einteilung, die ihn bei einigen Aponeurosen im Stiche lässt. So z. B. glaubt Nicolas die mittlere Halsaponeurose, die nach Gegenbaur als Rest eines dem Menschen abhanden gekommenen Muskels aufzufassen ist, keiner der beiden Arten zurechnen zu dürfen, während die als Scheide des M. rectus abd. dienenden Sehnen der übrigen Bauchmuskeln sowohl „aponévroses d'enveloppe" als auch „aponévroses d'insertion" sind.

[1]) Ob ausser den im folgenden näher zu charakterisierenden zwei Arten bindegewebiger Membranen des Muskelsystems noch eine dritte Art unterschieden werden muss, lasse ich vorläufig dahingestellt sein, da für die Achselhöhle nur die beiden gleich zu besprechenden Arten in Betracht kommen.

in Beziehung: Einige dienen gewissen Muskeln als accessorische Ursprungs- oder Insertionssehnen, andere sind zwar selbständige Membranen; alle aber sind Reste von rudimentär gewordenen Muskeln oder Muskelteilen[1]). Sie ziehen, wo sie nicht direkt mit dem Muskel (nicht mit dessen Perimysium!!) verwachsen sind, frei über den Muskel hinweg, und sind durch eine zarte Lage von lockerem Bindegewebe von ihm getrennt, die den Membranen der ersten Art zuzurechnen ist. Naturgemäss folgt, dass die erste Art der Membranen nach Lage und Ausdehnung völlig konstant ist, da sie zwischen und über allen Muskeln liegt, und dass sie nur in ihrer Stärke variiert, dass die Membranen der zweiten Art dagegen, wenigstens so weit sie nicht eine neue Funktion übernommen haben, in ihrem Vorkommen überhaupt sehr variieren können. Beim älteren Embryo finden wir die erste Art als gallertiges Bindegewebe, die zweite Art dagegen als wohlausgebildete sehnige Membran vor. Bringt man beide Membranarten frisch oder noch besser in Formol fixiert, auf kurze Zeit in Wasser, so quellen die der ersten Art sehr stark zu unförmigen Massen auf, die der zweiten Art aber quellen nicht oder nur ganz wenig, und behalten ihre Gestalt bei, der sehnige Glanz aber tritt nun besonders deutlich hervor. Aus alledem geht also hervor, dass wir die beiden Membranarten aufs Schärfste unterscheiden können und müssen. Schon im Jahre 1891 hat Fr. Merkel (14) in seiner Arbeit über die Halsfascie auf die Unterschiede der beiden Arten aufmerksam gemacht, und für diese völlig heterogenen Gebilde auch eine verschiedene Benennung eingeführt. Er nannte die Häute der ersten Art Fascien, die der zweiten Art Aponeurosen. Doch hat dieser Vorschlag, so weit ich sehe, noch keine Würdigung gefunden,

[1]) Sollten durch weitere Untersuchungen sehnige Membranen gefunden werden, die sich nicht als Reste verloren gegangener Muskeln herausstellen, so müssten diese Gebilde unter besonderem Namen in einer weiteren Gruppe zusammengefasst werden.

obwohl diese Unterscheidung das Verständnis der oft recht komplizierten Beziehungen der bindegewebigen Häute zu den Muskeln sehr zu erleichtern imstande ist. Im folgenden werde ich für die bindegewebigen Membranen der Achselhöhle diese Benennungen durchzuführen versuchen.

Die einfachste Form, auf die man die Achselhöhle zwecks bequemer topographischer Einteilung zurückführen kann, ist die eines dreiseitigen Prismas, s. Fig. 2, dessen eines Dreieck in die Ebene der Pektoralmuskulatur, dessen anderes Dreieck in die Ebene des M. lat. dorsi fällt und dessen drei Seitenflächen gebildet werden: 1. von der Thoraxwand, 2. dem proximalen Drittel der Unterseite des Oberarms und 3. der Haut der Achselgrube.

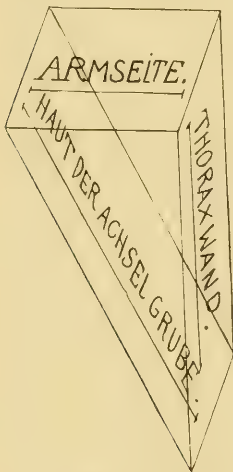


Fig. 2.
Die Grundform der Achselhöhle, ein dreiseitiges Prisma. Bei aufrechter Stellung und zur Wagerechten erhobenem Arme gedacht.

Die Fascien und Aponeurosen in der Ebene der Pektoralmuskulatur. Beginnen wir unsere Darstellung an der Brustseite. Hier bedingt die Ausbreitung der Muskulatur in zwei Schichten die Bildung von drei Schichten der Fascien.

Es sind dies:

1. die Schicht auf der Aussenseite des M. pect. maj.,
2. ,, ,, zwischen den Mm. pect. maj. und min.
3. ,, ,, unter dem M. pect. min.

Erste Schicht. Nach Entfernung der Haut und des subkutanen Zellgewebes treffen wir auf eine dünne „Fascie", die den M. pectoralis major völlig überkleidet. Sie steht mit der Fascie der anderen Körperseite in Verbindung, nachdem sie das Sternum, an dessen Periost sie sich anheftet, überschritten hat, setzt sich in die oberflächliche Fascie des Bauches fort und



Fig. 3.

Die auf dem M. pector. maj. liegende Bindegewebsschicht, die sog. Fascia superficialis, ist teilweise abpräpariert. Hierdurch ist die Muskulatur desselben und der Beginn der Armaponeurose, in der ein Teil der Muskelbündel des M. pect. maj. inseriert, freigelegt. Die Armaponeurose ist eingeschnitten, unter ihr liegt die Fortsetzung der Fascia coraco-clav. (Photographie.)

geht, in ihren oberen Teilen von dem Platysma überlagert, in die oberflächliche Halsfascie über. Von dem M. pect. major setzt sie sich auf den M. deltoideus fort, und begleitet beide Muskeln zum Arme. Nahe dem Beginn der Insertionssehnen beider Muskeln hebt sich die „Fascie" oft etwas von dem Muskel ab, und ist durch eine geringe Lage Fett von ihm getrennt. Unter dieser beginnt in direktem Zusammenhang mit den Muskelfasern des M. deltoideus und vor allem des M. pect. maj. die „Armaponeurose", zu der die „Fascie" in spitzem Winkel stösst und auf der sie weithin zu verfolgen ist (Fig. 3).

Es ist demnach unrichtig, die Armaponeurose von der „Fascie" des M. delt. und des M. pect. maj. abzuleiten; die Aponeurose der Vorderseite des Oberarmes ist vielmehr als Teil der Insertionssehne des M. delt. und namentlich des M. pect. maj., dessen Ausbreitung am Arme ja beim Menschen im Vergleich zu anderen vergleichbaren Säugern sehr reduziert ist, aufzufassen. Auf den Langerschen Armbogen komme ich unten, auf die Armaponeurose in einer späteren Arbeit zurück. Zwischen der Pars sterno-costalis und der Pars clavicularis und zwischen dem M. pect. maj. und dem M. delt. schiebt sich als Fortsetzung der oberflächlichen Fascie je ein Fascienblatt in die Tiefe, das sich mit dem unter dem Muskel gelegenen Bindegewebsblatt vereinigt. Innerhalb des Septums zwischen dem M. pect. maj. und delt. verläuft die Vena cephalica. An dem Aussenrande des M. pect. maj. schlägt sich die oberflächliche Fascie auf die Rückseite dieses Muskels um, oder richtiger ausgedrückt: sie folgt den auf die Unterseite des M. pect. maj. umgeschlagenen lateralen Bündeln desselben. Ihre mediale Exkursion bildet daher eine bogenförmige Linie, die je näher der Insertionssehne des M. pect. maj. um so weiter unter den Muskel zu liegen kommt, und die sich unter der Sehne des M. pect. maj. in einem bei erhobenem Arme flachen Bogen zum Arme wendet (Fig. 4).

Die Einziehung der Haut der Achselhöhle wird also durch dieses Verhalten des Muskels und der Fascie bedingt, ein Ligamentum suspensorium axillae können wir entbehren. Präpariert man den bisher betrachteten Teil der Fascie ab, so legt man damit die Oberfläche der Mm. pect. maj. und deltoideus und den Ursprung der Armaponeurose völlig frei, siehe Fig. 3.

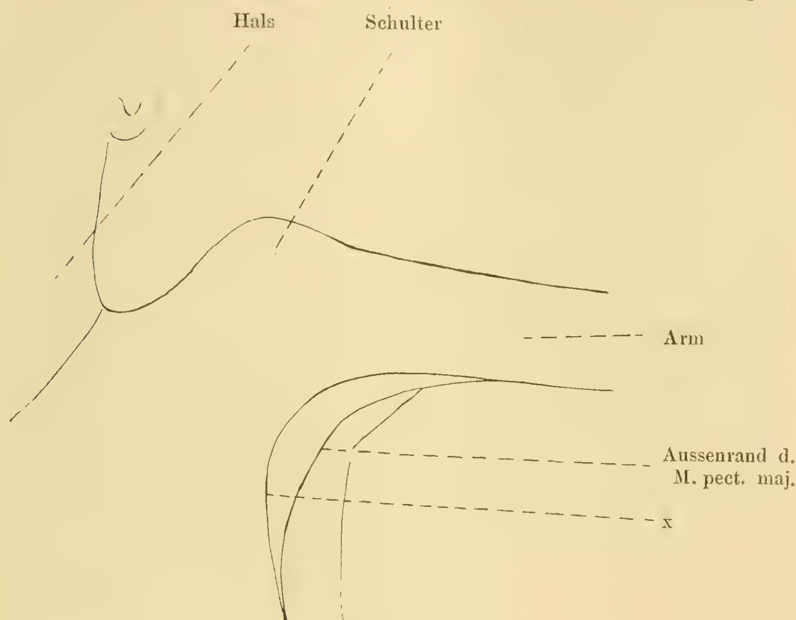


Fig. 4.

Konturen der linken Brust und Schulter von vorn gesehen (cf. Fig. 3), bei fast wagrecht erhobenem Arme. x die bogenförmige Linie, in der die auf die Rückseite des M. pect. maj. übergegangene oberflächliche Fascie mit der Fascia coracoclav. zusammentrifft.

In der eben beschriebenen bogenförmigen Linie (s. Fig. 4) biegt die oberflächliche Fascie fast rechtwinklig ab, um sich nach hinten zu wenden und die Achselhöhle nach aussen abzuschliessen. Doch davon später.

Zweite Schicht. Diese Linie bildet ferner auch die Vereinigungsstelle der oberflächlichen Fascie mit dem unter dem M. pect. maj. gelegenen Bindegewebsblatt, der Fascia coraco-

clavicularis s. coraco-pectoralis. Auch diese Membran ist eine Fascie, keine Aponeurose. Sie entspringt unter dem Ursprung des M. pect. maj. von den Rippen und zwischen diesen von der Aponeurose der Interkostalmuskulatur (s. unten). Sie spannt sich von der ersten Rippe über die Ursprungssehne des M. subclavius zur Clavicula hinüber, an deren hinterer, unterer Kante sie sich anheftet. Von der Clavicula geht sie auf das Akromion über, und breitet sich von da unter dem M. delt. auf der Kapsel des Schultergelenkes aus. Nach vorn hin heftet sie sich locker an das Lig. coraco-acromiale, den Proc. coracoideus und das Lig. coraco-claviculare. Distal vom Proc. coracoideus breitet sich die Fascie auf dem M. coraco-brachialis und dem kurzen Kopf des M. biceps aus, mit denen sie unter der quergelagerten Sehne des M. pect. maj. und folglich auch unter der von dem M. pect. maj. entspringenden Aponeurose des Oberarms verschwindet (Fig. 3). Von dem proximalen Rande des M. pect. maj. geht als häufige Varietät, — ich komme unten darauf zurück — ein Sehnenstreif zum Proc. coracoideus hin, der ebenfalls von der Fascie überkleidet wird. Die Fascia coraco-clavicularis besteht aus ziemlich derbem Bindegewebe; jedoch ist sie nicht überall gleich stark. Vor dem M. subclavius ist sie ziemlich derb. In dem Raume zwischen M. subcl. und M. pect. min. dagegen wird sie oft recht locker und ist meist von Fetträubchen reichlich durchsetzt, was ja leicht erklärlich ist, da hier die mechanischen Einwirkungen auf das Bindegewebe nicht so intensiv sind, wie zwischen zwei Muskelplatten. Nahe dem Proc. corac. und dicht am oberen Rande des M. pect. min. wird sie von den Vasa thoraco-acromial., der Vena cephalica und den Nn. thoracal. ant. durchbrochen. Diese Nerven und Gefässe verlaufen z. T. auf der Fascie und erhalten ihre bindegewebige Hülle von ihr. Über dem Ursprung des M. pect. min. ist die Fascie recht zart, verstärkt sich aber meist bedeutend gegen seine Insertion hin; am stärksten pflegt sie in dem von den

einander zugekehrten Rändern der Mm. pect. min. und coraco-brachial. begrenzten Dreiecke zu sein. Dieser Teil der Fascie ist (cf. Velpeau) identisch mit dem von Gerdy inaugurierten Lig. suspens. axillae, das, ich wiederhole die Darstellung von Charpy und Soulié, sich vom Proc. corac. aus fächerförmig zwischen den Mm. pect. min. und coraco-brachial. ausbreitet, mit deutlich nachweisbaren Fasern in der Achselhaut inseriert (vergl. Fig. 1), aus dichtem Bindegewebe besteht und sich in zwei Blätter zerlegen lässt, die sich in die beiden Blätter der Hülle des M. pect. min. fortsetzen. Ich konnte mich, gleich Elsässer, Luschka u. a., nicht von der Existenz eines derartigen Bandes überzeugen, obwohl ich eifrig darum bemüht war. Ich fand, dass die Fascie, wie oben erwähnt, in bogenförmiger Linie mit der oberflächlichen Fascia zusammentrifft, ohne dass sie diese durchsetzt und in die Haut weitergeht. Dagegen dürfte ein anderer Umstand die festere Anheftung der Haut an der oberflächlichen Fascie an dieser Stelle bewirken, und so den Anschein erwecken, als gehe die Fascia coraco-clavicularis direkt in die Haut. An der Stelle nämlich, an der sich die beiden Fascien vereinigen, liegen auf der oberflächlichen Fascie dichte Gruppen von Knäueldrüsen, die z. T. die oberflächliche Fascie durchbrechen. Sie erhalten auch ihr sie einhüllendes Bindegewebe von der oberflächlichen Fascie und heften diese dadurch fest an die Haut an; und da diese Fascie mit der Fascia coraco-clav. verwachsen ist, so ist auch diese fester mit der Haut verbunden, ohne dass sie mit ihr in direktem Zusammenhang steht. Ein Lig. suspens. axillae als Teil der Fascia coraco-pectoralis existiert also, soweit ich feststellen konnte, nicht. Über dem M. coraco-brach. verdünnt sich die Fascie wieder. In die von dem M. pect. maj. gebildete Tasche sendet sie eine reichlich von Fett durchsetzte Bindegewebslage; die beiden von der oberflächlichen Fascie zur Fascia coraco-clav. stossenden Septen sind bereits erwähnt.

Wir nehmen nun die Fascia coraco-clav. in ihrer ganzen Ausdehnung fort. Es tritt dann der bogenförmige Rand der die Achselhöhle nach aussen abschliessenden Bindegewebshaut deutlich zu Tage. Die Mm. pect. min. und coraco-brachialis und der Proc. corac. liegen frei, und in dem von diesen Gebilden begrenzten Dreieck finden wir eine Lage fettreichen Bindegewebes, das durch eine darunterliegende dünne Fascie, einen Teil der Fascie der dritten Schicht, von der Achselhöhle getrennt ist. Dies ist das gewöhnliche Verhalten. Oft aber wird dieser dreieckige Raum von aponeurotischen Faserzügen überspannt, die den mannigfaltigsten Verlauf haben können. Auf diese Aponeurose und deren Herkunft wollen wir im folgenden näher eingehen. Beginnen wir mit den ursprünglichsten Verhältnissen: der M. coraco-brach. entspringt wie gewöhnlich; der M. pect. min. dagegen ist lateralwärts verbreitert, eine nicht sehr seltene Varietät, die sich auf die humerale Insertion des M. pect. min. anderer Säuger zurückführen lässt, und der zu den lateralsten Muskelfasern des M. pect. min. gehörige Teil der Insertionssehne geht distal an der Spitze des Proc. corac. vorbei zum medialen Rande des M. coraco-brachialis, wo er sich anheftet. Meist ist der M. pect. min. zwar völlig normal; wir finden aber an der Stelle, an der die eben beschriebene Muskelvarietät lag, eine Aponeurose oder wenigstens aponeurotische Faserzüge vor, die also vom Rande des M. pect. min. und parallel mit dessen Faserverlauf zum Rande des M. coraco-brachialis, und zwar annähernd senkrecht zu dessen Faserverlauf gehen und sich dort fest anheften (Fig. 5). Diese Aponeurose, die also nach Ursprung, Verlauf und Insertion völlig mit der oben beschriebenen Muskelvarietät übereinstimmt, dürfen wir mithin mit vollem Rechte als eine unvollständige Entwickelung der oben beschriebenen Muskelvarietät, also als letzte Spur der bei anderen Säugern normal vorkommenden humeralen Portion des M. pect. min. auffassen. Seltener sind die Fälle, in denen die zur lateralen

Verbreiterung des M. pect. min. gehörige Sehne über den Rand des M. coraco brachialis hinweg geht, um sich auf der Aussenseite dieses Muskels oder erst auf der Gelenkkapsel festzuheften, Fälle, die dem normalen Verhalten bei anderen Säugern noch näher kommen (Fig. 6). Zu dieser Varietät gehören die Aponeurosen, die vom Rande des M. pect. min. zur Aussenseite des M. coraco-brachialis oder über diesen Muskel hinweg zur Gelenkkapsel gehen, Aponeurosen, die mithin ebenfalls auf die humerale Portion des M. pect. min. zurückzuführen sind.

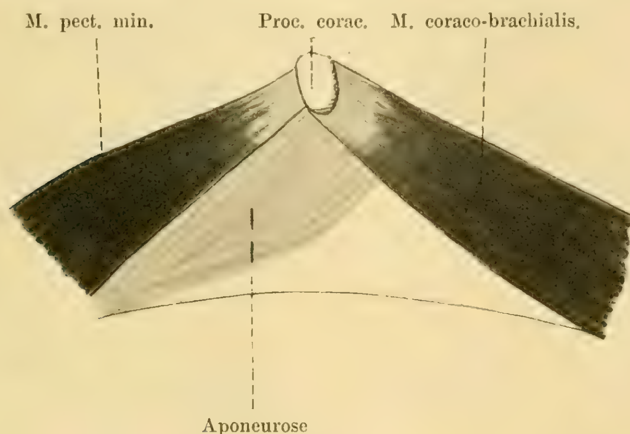


Fig. 5.
Am Aussenrand des M. pect. min. liegt eine Aponeurose, die sich am Rande des M. coraco-brachialis anheftet.

Ich erwähnte oben, dass nicht selten der M. pect. maj. einen Sehnenstreif zum Proc. corac. sendet. Auch dieser breitet sich oft vor dem Proc. corac. aponeurotisch aus. Ausserdem verläuft bisweilen ein Zipfel der unten zu beschreibenden Achselaponeurose zum Proc. corac. und breitet sich ebenfalls in dieser Gegend aus. Für die Entstehung einer Aponeurose in dem Dreieck zwischen den M. pect. min. und coraco-brach. sind also drei verschiedene Möglichkeiten gegeben, die einzeln oder kombiniert in Kraft treten können. Im letzteren Falle giebt der

oft komplizierte Verlauf der Fasern Anhaltspunkte für die Herkunft der Aponeurose. Ob Charpy und Soulié diese nur als Varietät vorkommende Aponeurose dem Lig. suspens. axillae zurechnen, geht aus der Darstellung derselben nicht deutlich hervor. Dafür spricht der Umstand, dass sie dasselbe ebenfalls auf untergegangene Muskelteile (portion humérale du petit pectoral) zurückführen. Dagegen spricht die Angabe, dass

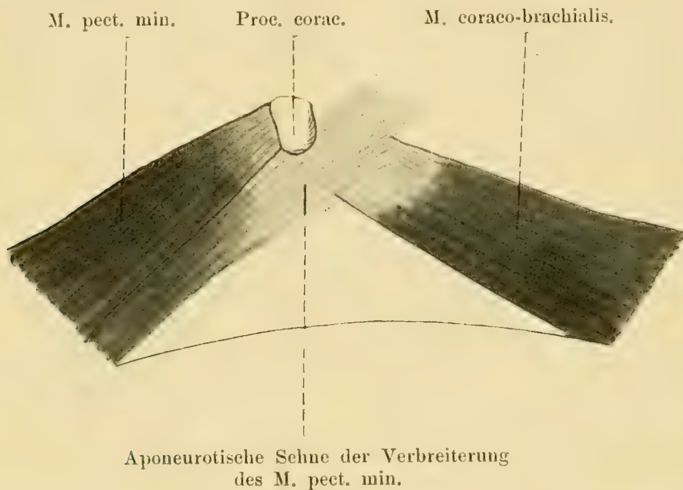


Fig. 6.

Der M. pect. min. ist lateralwärts verbreitert. Die überzähligen Muskelbündel enden in einer aponeurotischen Sehne, die sich z. T. auf der Sehne des M. coracobrachialis, z. T. auf der Gelenkkapsel festheftet.

die beiden Blätter des Lig. de Gerdy mit den beiden Blättern der Hülle des M. pect. min. zusammenhängen. Hiernach wäre also das Lig. de Gerdy in der Darstellung von Charpy und Soulié, cf. auch Velpeau, als Fortsetzung der über und unter dem M. pect. min. liegenden Fascien aufzufassen, hätte also nichts mit der dazwischenliegenden Aponeurose, die ja auch nicht konstant vorkommt, zu thun, diente vielmehr dieser nur als Fascie. Trifft diese Deutung zu, so muss ich mich ganz entschieden gegen die Behauptung wenden, die beiden Blätter

des Lig. Gerdy seien die Reste ehemaliger Teile des M. pect. min., als solcher ist allein die zwischen diesen liegende Aponeurose anzusehen. Da es mir nicht gelungen ist, mich von der Insertion dieser Fascie in der Haut zu überzeugen — auch eine Insertion der Aponeurose in der Haut habe ich nicht beobachtet — kann ich auch der weiteren Ableitung von Charpy und Soulié nicht folgen, dass durch die Anheftung an der Haut der betreffende Teil des M. pect. min. vor dem völligen Untergang bewahrt worden sei.

Eine zweite unter der Fascia coraco-clavicularis gelegene Aponeurose finden wir vor dem M. subclavius. Von der Ursprungssehne des M. subclavius geht ein aponeurotisches Blatt, dessen Faserverlauf dem des Muskels annähernd parallel ist, zur Clavicula. Die unteren Fasern dieser Aponeurose erreichen die Clavicula nicht, sondern gehen zum Proc. corac. weiter. In diesem Gebilde scheinen mir zwei gewöhnlich getrennt beschriebene Gebilde vereinigt zu sein, nämlich das Lig. coraco-claviculare anterior von Henle und die Fascia subclavia, die nach der Angabe Henles am Schlüsselbein miteinander verwebt sind. Auch diese Aponeurose, die ich oft recht stark entwickelt vorfand, ist auf einen dem Menschen verloren gegangenen, aber bisweilen als Varietät vorkommenden Muskel zurückzuführen, wie ich in einer späteren Arbeit zeigen werde.

Dritte Schicht: Als letzte Membran, die uns noch von der Achselhöhle trennt, spannt sich eine dünne und unbedeutende Fascie von der Unterseite der Clavicula zum bogenförmigen Rande der oberflächlichen Fascie. Diese Fascie ist also bedeckt von den Mm. subclav. und pect. min. In dem freien Raume zwischen diesen beiden Muskeln ist sie bisweilen durch eine dünne Fettlage von der Fascia coraco-clavicul. getrennt, oft aber auch mit ihr verwachsen. Ebenso verhält sie sich in dem Dreieck zwischen den Mm. pect. min. und coraco-brach., wenn die Aponeurose daselbst fehlt. Doch auch mit

der Aponeurose verwächst sie gelegentlich, namentlich, wenn diese Aponeurose nur unvollständig entwickelt ist. Mit dem Bindegewebe, welches die Gefässe und Nerven umgiebt, steht sie in engstem Zusammenhang.

Das zweite Grunddreieck. Wenden wir uns nun dem zweiten Grunddreieck unseres Prismas, der von dem M. lat. dorsi gebildeten Wand der Achselhöhle zu. Auf der Aussenseite wird der M. lat. dorsi ebenfalls von der Fascia superficialis, der Fortsetzung der unten beschriebenen Fascia axillaris, überzogen. Unter dem M. lat. dorsi finden wir eine weitere Fascie. Diese entspringt an dem Aussenrande der Scapula, bis an die Ansatzsehne des langen Kopfes des M. triceps heran. Von hier springt sie auf die quergelagerte Sehne des M. lat. dorsi über und schliesst sich auf ihr der Sehnenverbindung zwischen den Mm. lat. und triceps an. Unter dem M. lat. breitet sie sich aus, an seinem Aussenrande vereinigt sie sich mit der Fascia axillaris, wenn die Achselaponeurose fehlt, oder sie geht, wenn diese vorhanden ist, unter ihr und zum Teil mit ihr verwachsen zur Fascia coraco-clav. weiter. Jenseits des Achselbogens vereinigt sie sich stets mit der oberflächlichen Fascie. Auf der Rückseite des M. lat. dorsi findet man meist aponeurotische Fasern, die über den freiliegenden Teil des M. teres maj. hinweg zur Rückseite des langen Kopfes des M. triceps gehen. Ebenso gehen von dem Scapularrande vor der Insertion des Triceps oft aponeurotische Züge zur quergelagerten Sehne des M. lat. dorsi und von hier zum M. triceps weiter. Ein strangartiger Teil dieser letzteren Aponeurose ist der hier konstant vorkommende Sehnenbogen. Die Deutung aller dieser Aponeurosen muss einer weiteren eingehenden Untersuchung vorbehalten bleiben.

Die beiden Grunddreiecke unseres Prismas sind durch vorstehende Beschreibung erledigt. Wir kommen nun zu den Seitenflächen desselben.

Die mediale Seitenfläche. Die Thoraxwand ist von einer dünnen Fascie überzogen, welche die Ursprungsstellen der zur Extremität gehenden Muskeln frei lässt, und sich da, wo sie mit den im vorigen beschriebenen und im folgenden zu beschreibenden Fascien und mit dem Bindegewebe der Gefässscheide zusammenstösst, mit diesen vereinigt. Unter ihr liegt eine Aponeurose, die sich zwischen den einzelnen Rippen ausbreitet, und deren Faserzüge der Medianlinie fast parallel laufen. In einem Falle fand ich eine deutliche Aponeurose, die sich von der ersten zur dritten Rippe ausspannte, ohne mit der zweiten Rippe in Verbindung zu stehen. Auch diese Aponeurosen dürften muskulären Ursprungs sein.

Obere Seitenfläche. Die dem Oberarm angehörige, zweite Seitenfläche unseres Prismas trägt in ihrem Anfangsteil keine Fascie, sondern wird von dem den Gefäss- und Nervenstrang einhüllenden Bindegewebe gebildet. Weiter armwärts wird der Gefässstrang ausserdem von einer Aponeurose bedeckt, die der vorher erwähnten, vom M. pect. maj. ausgehenden Arm-Aponeurose zugehört. Dieser Teil der Armaponeurose spannt sich mit seinem bogenförmigen Rande, der seine Konkavität der Achselhöhle zukehrt (dem von Langer beschriebenen Armbogen), von der Unterseite der Sehne des M. pect. maj. zu dem den M. lat. dorsi mit dem M. triceps verbindenden Sehnenbogen aus. Die distale Grenze der Achselhöhle liegt da, wo die oberflächliche Fascie, die der lateralen Seitenfläche angehört, in der unten zu beschreibenden Weise zur Armaponeurose stösst.

Laterale Seitenfläche. Gehen wir nun zur lateralen Seitenfläche unseres Prismas, der Aussenwand der Achselhöhle, über. Die hier unter der Haut liegende Fascie, die eigentliche Fascia axillaris, ist ebenso wie die oberflächliche Pektoralfascie, nur ein Teil der allgemeinen sogen. Fascia superficialis. Wir hatten oben gesehen, dass sich die oberflächliche Pektoralfascie um den Rand des M. pect. maj. herum zur Rückseite

dieses Muskels begiebt, wo sie in bogenförmiger Linie mit der Fascia coraco-clavic. zusammentrifft. An dieser Stelle biegt sie rechtwinkelig nach hinten um und spannt sich, nunmehr Fascia axillaris genannt, frei über die Achselhöhle hinweg zum M. lat. dorsi hinüber, dessen Rückseite sie im weiteren Verlaufe deckt. Als ihre untere Grenze, die naturgemäss nur eine topographische sein kann, ergiebt sich die Linie, in der die Fascie sich der Thoraxwand anlagert und so an der Bildung der Fascie des M. serrat. ant. teilnimmt. In ihrer Fortsetzung auf den Arm verhält sie sich ebenso, wie die Fascia pect. superfic., d. h. sie legt sich in spitzem Winkel auf die Armaponeurose, von der sie anfangs durch eine keilförmige Fettlage getrennt ist. In ihrer Struktur wird die Fascia axillaris, mehr als alle anderen Fascien, durch mancherlei Umstände stark beeinflusst. Während sie bei mageren Individuen sehr derb ist, wird sie bei fetten Individuen durch Fetträubchen so stark auseinandergedrängt, dass sie nach Entfernung des Fettes ein cribröses Aussehen hat, bisweilen aber überhaupt nicht mehr darstellbar ist. Auch Lymphdrüsen drängen die Fascie vielfach auseinander. Die in der Achselgrube unter der Haut liegenden Knäueldrüsen durchbrechen die Fascia axillaris häufig, während die bindegewebigen Hüllen dieser Drüsen, wie bereits oben erwähnt, fest mit der Fascie zusammenhängen. Die Hautnerven, die bald mehr, bald weniger lang unter der Fascie verlaufen, durchsetzen sie in schräger Richtung. Die Achselfascie ist in vielen Fällen, abgesehen von der Haut und dem subkutanen Zellgewebe, der einzige Abschluss dieser Seite der Achselhöhle nach aussen. Für diese Fälle besteht die Behauptung Poiriers, dass eine Achselaponeurose nicht existiere, völlig zu Recht. Konsequenterweise hätte Poirier noch einen Schritt weiter gehen können und behaupten: „in der gesamten Achselhöhle existiert keine einzige konstante Aponeurose“, denn auch die Gebilde, die Poirier als Aponeurosen gelten lässt, nämlich die oberflächliche Pektoralfascie,

die Fascia coraco-clav. etc., sind keine Aponeurosen, wie wir oben sahen. Für diese Fälle ist auch die Angabe von Elsässer und Luschka, der von Langer beschriebene Achselbogen komme nicht vor, richtig.

Fehlt nun diese Achselaponeurose immer und sind die Angaben von Langer, die doch mehrfach bestätigt sind und dauernden Eingang in die Lehrbücher gefunden haben, falsch, und vielleicht „mit einer gewissen künstlerischen Handhabung des Messers und der Schere in Zusammenhang zu bringen", wie Elsässer anzunehmen geneigt ist? Keineswegs! Sehr oft finden wir nach sorgsamer Entfernung der Achselfascie unter ihr eine wahre Aponeurose oder doch wenigstens Reste einer solchen vor. Die Achselaponeurose ist also, wie manche andere Aponeurosen und wie überhaupt alle die Gebilde, deren ursprüngliche Funktion zwecklos geworden ist, und die sich nicht einer neuen Funktion angepasst haben, ein ausserordentlich variabeles Gebilde. Um einen Überblick über die Achselaponeurose zu gewinnen, ist es daher nötig, eine Reihe von Einzelfällen zu betrachten. Meine Untersuchungen — ich nehme, um die Darstellung zu vereinfachen, das Endergebnis hier vorweg — ergaben, dass auch die Achselaponeurose auf eine beim Menschen nicht sehr seltene Muskelvarietät, die ihren Vorläufer in einem bei anderen Säugern normal vorkommenden Muskelteil hat, zurückzuführen ist. Beginnen wir mit dem Fall, der uns diese Muskelvarietät in ihrer stärksten Entwickelung zeigt. An dem lateralen Rande des M. lat. dorsi liegt ein platter Muskel (Fig. 7), der den Raum zwischen den Mm. lat. dorsi und pect. maj. ausfüllt. Seine Faserrichtung ist der des M. lat. dorsi parallel. Gegen den M. lat. dorsi setzt sich der anormale Muskel durch einen schmalen aber deutlichen Spalt ab, der von lockerem Bindegewebe ausgefüllt ist, und den ein Zweig des vierten Interkostalnerven auf seinem Wege zur Haut benutzt. Von dem



Fig. 7. Linke Achselgegend. Sehr stark entwickelter muskulöser Achselbogen (Photographie).

M. pect. maj. ist der abnorme Muskel kaudal durch einen breiten Zwischenraum getrennt, kranial aber verschwindet er unter demselben. In derselben Höhe, wie der M. lat. dorsi, beginnt auch er sehnig zu werden. Seine dem M. lat. dorsi anliegenden Muskelbündel senden ihre Sehnenfasern zur Sehne des M. lat. dorsi, die nächsten Muskelbündel inserieren an einem Sehnenbogen, der sich vom Rande des M. lat. dorsi zur Unterseite des M. pect. maj. und zum Proc. corac. ausspannt, die dem M. pect. maj. am meisten genäherten Muskelbündel endlich erreichen nicht mehr den Sehnenbogen selbst, sondern gehen zusammen mit dessen aufsteigendem Schenkel zu dessen Insertionsstelle hin. Es ist nun nicht uninteressant und auch für die weitere Betrachtung wichtig, den Faserverlauf in diesen Sehnenbogen näher kennen zu lernen. Ich habe ihn in der schematischen Abbildung (Fig. 8), der ein weiterer Fall dieser Muskelvarietät zu Grunde gelegt ist, dargestellt. Ein Teil der Sehnenfasern legt sich der Sehne des M. lat. dorsi an, andere dagegen biegen rechtwinklig ab und lassen sich in dem Rande des Sehnenbogens bis zu dessen Insertionsstelle hin verfolgen, bilden also die eigentliche Grundlage des Sehnenbogens. An diese Fasern heften sich, als drittes System, die kurzen Sehnen der in Mitte des Muskels gelegenen Bündel, die senkrecht zu ihnen stossen, an. Die Sehnen der äussersten Muskelbündel endlich verlaufen in und mit dem aufsteigenden Schenkel des Bogens zu dessen Insertionsstelle hin. Eine so exzessive Entwickelung der Varietät beobachtete ich nur viermal. Häufiger sind Fälle, bei denen nur wenige überzählige Muskelbündel an dem Rande des M. lat

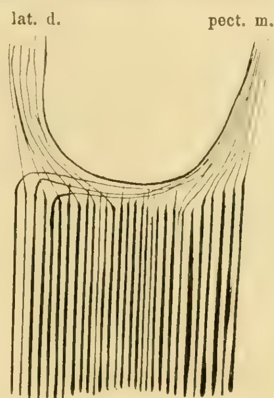


Fig. 8.
Faserverlauf in dem sehnigen Teil eines stark entwickelten muskulösen Achselbogens.

dorsi liegen, die sich ebenfalls meist gut von ihm abgrenzen lassen, und deren Sehnenfasern sich zum Teil an der Sehne des M. lat. dorsi anheften, zum Teil aber rechtwinklig umbiegen und quer über die Achselhöhle hinweg zur Unterseite des M. pect. maj. oder zum Proc. corac. verlaufen (Fig. 9). In diesem Falle sind also die dem M. pect. maj. genäherten Teile verloren

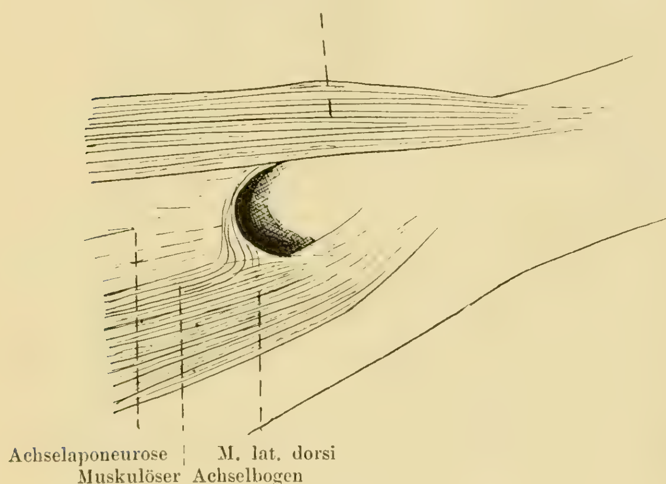


Fig. 9.

Linke Achselgegend. Am Rande des M. lat. dorsi liegen einige überzählige Muskelbündel, deren Sehnenfasern z. T. scharf umbiegen und einen sehnigen Achselbogen bilden. An diese Muskelbündel schliesst sich gegen den M. pect. maj. hin eine Aponeurose an, deren Faserzüge in den Sehnenbogen enden. Durch Überzeichnung einer Photographie und Auslöschen des Silberbildes erhalten.

gegangen und nur wenige Muskelbündel am Rande des M. lat. dorsi erhalten geblieben. Doch finden wir neben diesen — auf der unter dem M. lat. dorsi herkommenden Fascie — aponeurotische Faserzüge, die den abnormen Muskelbündeln parallel verlaufen und in dem von letzteren gebildeten Sehnenbogen endigen. Diese Züge werden, je weiter vom Rande des M. lat. dorsi entfernt, um so spärlicher. Wir haben also hier neben der sehr reduzierten Muskelvarietät eine Aponeurose vor uns, die ihrem

ganzen Verhalten nach mit dem geschwundenen Teil der Muskelvarietät zu identifizieren ist. In anderen Fällen endlich fand ich gar keine muskulösen Reste der Varietät mehr vor: Die dem M. lat. dorsi parallel laufenden Fasern der Aponeurose waren ebenfalls spärlicher geworden, der Sehnenbogen aber trat noch als



Fig. 10.

Linke Achselgegend. Gut entwickelte Achselaponeurose, welche in dem typischen Langerschen Achselbogen endigt. Die oberflächliche Fascie abpräpariert und durch Haken zurückgehalten. (Photographie).

deutlicher Wulst hervor (Fig. 10). Wir sind damit bei der typisch ausgebildeten Achselaponeurose, die armwärts in dem von Langer beschriebenen sehnigen Achselbogen endigt, angelangt, und sehen, dass diese Aponeurose mit der wohlausgebildeten Muskelvarietät ihrer Lage nach, ja sogar in charakteristischen Einzelheiten über-

einstimmt. Ich glaube so den Beweis für meine Behauptung, die Achselaponeurose sei der letzte Rest der beschriebenen, bisweilen so stark entwickelten Muskelvarietät, erbracht zu haben.

Es tritt nun die Frage auf, wie diese Muskelvarietät, die

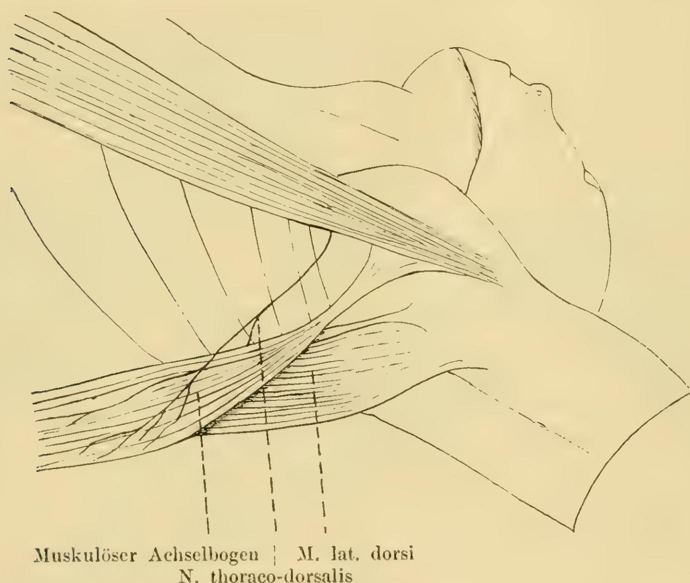


Fig. 11.

Linke Achselgegend. Der stark entwickelte muskulöse Achselbogen ist abpräpariert und herumgeschlagen, so dass seine Unterseite zu Tage liegt. Der hinzutretende N. thoraco-dorsalis, dessen Stamm zum M. lat. dorsi geht, sendet einen Zweig zu dem muskulösen Achselbogen, in welchem er sich verästelt. Durch Überzeichnen einer Photographie und nachheriges Auslöschen des Silberbildes erhalten.

eine Form des Langerschen muskulösen Achselbogens[1]) ist, zu deuten sei. Dieser Muskel hat, wie aus der vorstehenden Darstellung hervorgeht, scheinbar enge Beziehungen zum M. lat.

1) Die andere weit häufigere Art des Langerschen muskulösen Achselbogens, wird durch ein sehr verschieden starkes Muskelbündel repräsentiert, das von der Rückseite der Sehne des M. lat. dorsi, oder auch von der Aussenseite des Muskels selbst mit oder ohne sehniger Inskription entspringt, und sich über die Achselhöhle hinweg zur Insertionssehne des M. pectoralis begiebt.

dorsi: Er liegt dicht neben diesem, sein Faserverlauf ist dem des M. lat. dorsi parallel, ein Teil seiner Bündel inseriert direkt an der Sehne des M. lat. dorsi und bei seiner Reduktion schwinden die an den M. lat. dorsi angrenzenden Teile zuletzt. Alles dies lässt die Anschauung berechtigt erscheinen, diese Varietät dem M. lat. dorsi zuzurechnen. Den unumstösslichen Beweis hierfür liefern uns die Nerven, die den Muskel versorgen, und ferner vergleichend-anatomische Befunde. In zwei Fällen gelang es mir, den Nerven zu diesem Muskel zu finden (Fig. 11): es war beide Male ein Zweig des N. thoracodorsalis. Dieser Nerv entsprang völlig normal, verlief zur Rückseite des M. lat. dorsi und sandte seine Zweige in diesen Muskel. Ein Ästchen aber spaltete sich vorher ab, verlief zu den überzähligen Muskelbündeln hin und verzweigte sich zwischen ihnen. Die mikroskopische Untersuchung, mit Hilfe deren es mir gelang, die feinsten Zweiglein dieses Nervenästchens bis zu den Muskeln hin zu verfolgen, schliesst jeden Irrtum aus. Diese Form des muskulösen Achselbogens gehört mithin dem M. lat. dorsi zu. Wo finden wir nun vergleichend-anatomische Analoga zu diesem Befunde? Die Primaten mit ihrer offenbar zu spezielleren Bewegungen weiterentwickelten Muskulatur der oberen Extremität lassen uns hier, so weit meine Untersuchungen reichen, völlig im Stich. (Tobler [15] basiert seine vergleichende Beweisführung, abgesehen von Monotremen und Marsupialiern, ausschliesslich auf den Befunden bei den Primaten, „bei denen wir den direktesten Anschluss an die menschlichen Zustände suchen und finden"!) Wir müssen auf die Carnivoren zurückgehen, und hier finden wir in der That als normale Befunde eine Ausbreitung des M. lat. dorsi, die der wohlausgebildeten menschlichen Varietät, ich möchte fast sagen, aufs Haar gleicht (Fig. 12). Der M. lat. dorsi ist hier lateral so stark verbreitert, dass er bis zum Rande des M. pect. maj. reicht:

seine Muskelbündel, die die Hauptsehne nicht mehr erreichen, setzen sich an einen Sehnenbogen an, der sich von der Stelle, an der der M. lat. dorsi sehnig zu werden beginnt, zu der

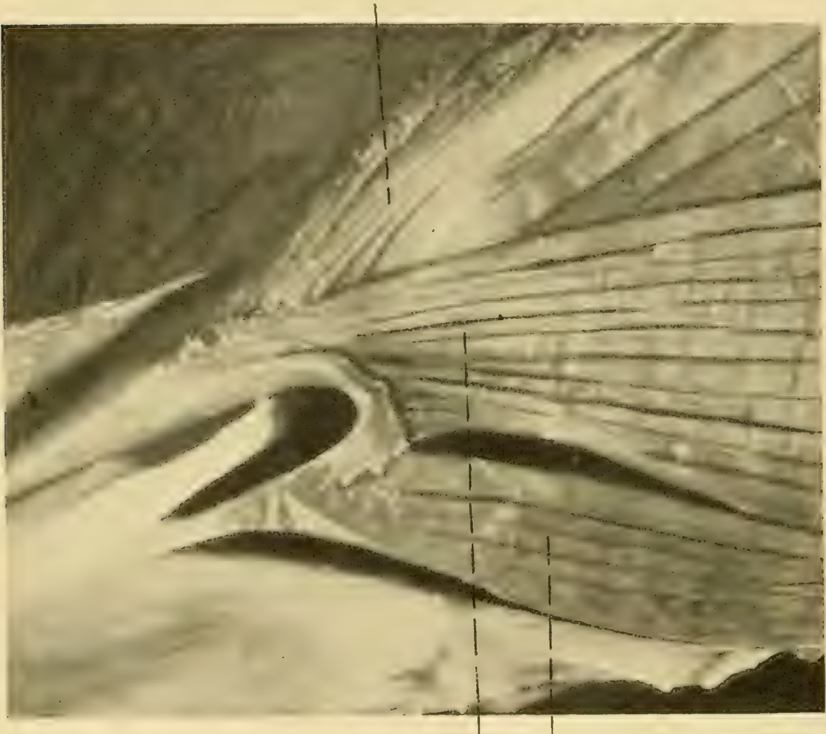


Fig. 12.

Katze, rechte Achselgegend. Der Hautmuskel, welcher stark ausgebildet war, ist entfernt, desgleichen die von dem Achselbogen am Arme hinziehenden Muskel. Unter ihm liegt ein den Raum zwischen dem M. lat. und dem M. pect. maj. ausfüllender Muskel, der vom N. thoraco-dorsalis versorgt wird (Photographie).

Unterseite des M. pect. herüberspannt, und dieser Muskel wird innerviert, gleichwie die Hauptmasse des M. lat. dorsi, vom N. thoraco-dorsalis. Eine grössere Übereinstimmung ist wohl kaum möglich!

Von Saar (27) macht nicht nur für die Carnivoren, Ungulaten, Glires und Insectivoren (cf. Ruge [26] S. 478), sondern auch für die Chiropteren und sogar für die Primaten (ein Orang wurde untersucht) die Angabe: „Achselbogen vorhanden". Einzelheiten jedoch werden nicht mitgeteilt. Diese Angabe sucht Ruge (26, S. 478) zu widerlegen mit der Behauptung: „Alle diejenigen Säugetiere, welche, soweit bekannt ist, einen Hautmuskel besitzen, entbehren eines selbständigen Achselbogens". Ruge hält den von von Saar angegebenen Achselbogen bei den oben erwähnten Tierklassen für „nichts anderes als den mit einem tiefen Pektoralismuskel (Pect. quartus) zusammenhängenden Hautrumpfmuskel, welcher die Achselhöhle durchquert und dem M. latissimus auflagert." Auch Meckels (28) Angaben, die Humphry'schen Befunde bei der Katze, die Mitteilungen Böses deutet Ruge in diesem Sinne und hält die Anschauung, dass der Achselbogen Rest eines phylogenetischen Zusammenhangs von Pectoralis und Latissimus sei, für falsch und durchaus unbegründet (S. 502). Hiergegen muss ich einwenden,

1. dass ich bei der Katze den muskulösen Achselbogen unter einem wohlentwickelten Hautrumpfmuskel fand,

2. dass ferner der Achselbogen von dem N. thoracodorsalis, der Hautrumpfmuskel aber von einem N. thoracalis anterior versorgt wurde,

3. dass endlich der Hautrumpfmuskel dem M. latissimus aufgelagert ist und also sein Faserverlauf zu dem des M. lat. in spitzem Winkel steht, während der Achselbogen dem M. lat. dorsi angelagert ist, und sein Faserverlauf dem des M. latissimus parallel ist.

Eine Verwechselung der beiden Muskel ist daher ausgeschlossen. Bei den Carnivoren ist also der Achselbogen unbedingt als Teil des Musculus lat. dorsi aufzufassen und hat nichts mit dem Hautrumpfmuskel gemein. In diesem Sinne dürften auch die „veralteten Angaben“ Meckels zu deuten sein. Die Angaben von von Saar, dass auch die Primaten einen Achselbogen besitzen, kann ich allerdings nicht bestätigen, obwohl mir eine Anzahl derselben zur Verfügung standen. Hierfür dürfte wohl die von Ruge gegebene Erklärung zutreffend sein. Die Angaben Meckels über diesen Punkt aber sind, soweit meine Untersuchungen reichen, völlig exakt!

So glaube ich denn im vorhergehenden eine Reihe von Beobachtungen vorgelegt zu haben, die den Beweis für die Herkunft des sehnigen Achselbogens und der Achselaponeurose überhaupt und ferner für die Herkunft eines Teiles der muskulösen Achselbögen erbringen.

Es dürfte nicht uninteressant sein, die von den verschiedenen Autoren gegebenen Erklärungen über die Herkunft des muskulösen und des sehnigen Achselbogens miteinander zu vergleichen. Langers Ansicht, die den ersten Versuch einer Erklärung darstellt, ist in folgenden Worten niedergelegt: „So vielfältig die Varietäten des Latissimus dorsi und der Nachbarmuskeln in dieser Gegend sein können, so sind sie doch alle dem Wesen nach gleich und nur dem Grade ihrer Ausbildung nach verschieden. Der anatomische Grund aller dieser Anomalien ist die Aberration der Rippenportion des Latissimus dorsi.“ Neben diesen lässt Langer einen „selbständigen, der Aponeurose eigentümlichen Muskel“ gelten, eine Form, die das grösste Kontingent zu der Menge der beschriebenen Achselbögen stellt. Langer macht also schon einen Unterschied zwischen den beiden Formen der Achselbögen, der, wie wir sehen, völlig zu Recht besteht. Turner (16) und nach ihm Birmingham (17),

Ruge (18), Kohlbrügge (19), Tobler (15) u. a. halten den Achselbogen für das Rudiment des Panniculus carnosus; Wood (20) und Perrin (21) für einen unvollständig entwickelten M. dorso-epitrochlearis; Humphry (22) und Enders (23) für das Produkt einer unvollständigen Trennung der Mm. lat. dorsi und pect. maj. Für eine verschiedenartige Herkunft des Muskels treten ausser Langer Princeteau (24) und Böse (25) ein. Princeteau giebt drei Quellen an, nämlich M. lat. dorsi, M. pect. maj. und Panniculus carn.; Böse nur zwei, nämlich Panniculus und M. lat. dorsi. Ruge (26) lässt neuerdings die Möglichkeit zu, dass der M. lat. dorsi sich sekundär an der Bildung eines muskulösen Achselbogens beteilige, und verlangt als Beweis für das thatsächliche Vorkommen dieser Kombination die doppelte Innervation des Muskels durch die Nn. thorac. ant. und thoraco-dorsal. Als dritte hypothetische Art ist nach Ruge eine Form des Achselbogens möglich, die allein von dem M. lat. dorsi gebildet wird. Doch auch diese Art verdankt ihr Dasein dem Panniculus carn., der die Brücke vom M. pector. zum M. lat. dorsi geschlagen, dem M. lat. den Weg zum M. pect. maj. gewiesen hat und dann spurlos verschwunden ist! Zu dieser Hypothese kann ich mich nicht bekennen; ich nehme vielmehr auf Grund der vorgelegten Befunde für die eine Art der muskulösen Achselbögen, die charakterisiert ist durch den mit dem M. lat. dorsi gleichartigen Verlauf der Fasern und die gleiche Innervation, den M. lat. dorsi als die primäre und alleinige Ursprungsstätte an. Mit dieser Gruppe der muskulösen Achselbögen hat der Hautmuskel nichts zu thun. Bei der Katze liegt der Hautmuskel über dem M. lat. dorsi und dessen Ausbreitung zum M. pect. hin. Sein Faserverlauf kreuzt den des M. lat. in spitzem Winkel. Er inseriert zum Teil an dem bogenförmigen Rande der Latissimusverbreiterung bis hin zu dem M. pect. Nach Ruge müsste man also auch für diese Kombination

annehmen, dass aus irgendwelchen Gründen der Panniculus carn. eine ihm völlig fremde Anheftung an dem M. lat. gefunden hat, die sich weiterhin zu einer sehnigen Brücke zwischen M. lat. und M. pect. ausgestaltet hat, und dass nun sekundär der M. lat. sich unter ihm dieser Brücke folgend zum M. pect. ausgebreitet hat. Für diese Annahme konnte ich keine Stütze finden; dagegen schien mir die Annahme einer sekundären Anlagerung des Panniculus carn. an den primär verbreiterten M. lat. plausibler. Von der Rückseite der Sehne des M. lat. dorsi und dem bogenförmigen sehnigen Rande seiner Verbreiterung gehen nämlich armwärts starke Muskeln ab, die die ganze Vorderseite des Oberarms bis zum Rande des M. pect. maj. hin decken, mithin die Insertionssehne des Panniculus in ihrem Wege über die Achselhöhle zum M. pect. behindern. Dies ist der Grund, warum ein Teil der Muskelfasern des Panniculus carnosus neue Anheftungspunkte auf der Rückseite der Verbreiterung des M. lat. dorsi sucht.

Tobler (15), dessen Arbeit unter Ruge entstanden ist, führt noch alle die Fälle, die den meinigen analog sind, ohne Einschränkung auf den Panniculus zurück. Er stützt sich auch hier auf die Befunde bei den Primaten, und glaubt, dass diese Teile des Panniculus vielleicht gerade deswegen vorzugsweise erhalten geblieben sind, weil sie durch ihren mit dem M. lat. völlig übereinstimmenden (?) Verlauf in die Aktionen dieses Muskels mit einbezogen werden konnten. Die Innervation aber, die das entscheidende Wort hätte reden können, ist für diese Art der Achselbögen weder von Tobler noch meines Wissens von einem der anderen Autoren festgestellt worden, während für die andere Art von Achselbögen eine Reihe unzweideutiger Beobachtungen vorliegen, die diese der Pektoralisgruppe zuteilen, ein Zufall der wohl mit verantwortlich zu machen ist für die Beharrlichkeit, mit der trotz gegenteiliger Behauptungen, die sich auf das übrige Verhalten des Muskels stützten, diese

Varietät dem Panniculus zugeschrieben wurde. Bemerkenswert ist nach dieser Richtung hin Figur 24 von Tobler. Dort ist ein doppelter Achselbogen dargestellt, deren einer auf der Sehne des M. lat. dorsi entspringt und vom N. thoracalis ant. innerviert wird, deren anderer aber dem M. lat. dorsi angelagert ist und der nicht vom N. thorac. ant. innerviert wird, sondern dessen Innervation unbekannt geblieben, wenigstens aus der Abbildung nicht ersichtlich ist.

Nachdem ich zu der Anschauung gelangt bin, dass thatsächlich, wie schon von früheren Autoren behauptet wurde, der im vorigen charakterisierte Teil der muskulösen Achselbögen eine eigene Ursprungsstätte hat, dürfte die Forderung berechtigt sein, ihn auch durch die Nomenklatur von der anderen Art von Achselbögen zu unterscheiden. Da diese Art von muskulösen Achselbögen, wie ich bewiesen zu haben glaube, der Vorläufer des sehnigen Achselbogens ist, dürfte für sie der bisher für die verschiedenen Arten der muskulösen Achselbögen gebräuchliche Namen „muskulöser Achselbogen" am meisten am Platze sein. Die anderen Formen, die von der Rückseite des M. lat. dorsi entspringen, seien ihrer Lage nach „M. dorso-pectoralis" genannt. Auf die Herkunft dieser Formen komme ich in einer späteren Arbeit zurück. Mancherlei Befunde haben meine ursprüngliche Ansicht, dass wenigstens diese Formen auf den Panniculus carn. zurückzuführen seien, stark erschüttert.

Die Versuche, die Achselaponeurose zu deuten, sind spärlicher. Charpy und Soulié erklären die Achselaponeurose auf Grund der Arbeit von Tobler für den letzten Rest des Panniculus carnosus. Ruge gibt drei Möglichkeiten der Entstehung des sehnigen Achselbogens an. 1. „Er ist der stark entfaltete axilläre Abschnitt der Oberarmfascie". Hiergegen möchte ich geltend machen, dass die Oberarmaponeurose (nach der vorher gegebenen Definition) in dem von Langer beschriebenen Armbogen ziemlich scharf mit axillarwärts konkavem Rande

endigt, dass ferner meine Untersuchungen es mir höchst wahrscheinlich machen, dass die Aponeurose der Vorderseite des Oberarmes auf frühere grössere Ausbreitung der Pektoralmuskulatur zurückzuführen sei. 2. „Er ist der zur Sehnenhaut rückgebildete Hautmuskelachselbogen. 3. „Er ist aus dem Latissimusabschnitt des zusammengesetzten Achselbogens ableitbar". Da ich den „muskulösen Achselbogen" nicht auf den Hautmuskel oder auf sekundäre Beteiligung des Latissimus zurückführe, kann ich dies auch für den sehnigen Achselbogen nicht tun. Ich führe die Achselaponeurose samt ihrem scharfen Rande, dem sehnigen Achselbogen, auf die dem Rückgang anheimgefallene pektorale Latissimusportion zurück.

Unter der Achselaponeurose liegt eine zarte Fascie, die mit der Aponeurose vor allem dem kaudalen Teil derselben und dem an den M. pect. maj. grenzenden Teil meist verwachsen ist, ein Befund, der sich leicht aus der Entstehung der Achselaponeurose erklärt. Diese Fascie steht am Pektoralrande mit der Fascia coraco-clav. in Verbindung, verschmilzt jenseits des Achselbogens mit der oberflächlichen Fascie, endet abwärts in der Fascie des M. serrat. ant. und setzt sich in die hinter dem M. lat. liegende Fascie fort.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die bindegewebigen Häute, welche sich über und zwischen allen Skelettmuskeln ausbreiten, und die bisher unter dem gemeinsamen Namen Fascien beschrieben wurden, lassen sich in zwei grundverschiedene Gruppen scheiden, für die auch eine verschiedene Benennung, nämlich Fascien und Aponeurosen vorgeschlagen wird.

2. Die Fascien bestehen aus durch mechanische Einwirkungen zusammengeschobenem, formlosem Bindegewebe, und haben keine Beziehungen zur Muskelsubstanz selbst.

3. Die Aponeurosen dagegen sind Membranen von sehnenartigem Gefüge. Sie dienen einigen Muskeln, als accessorische Ursprung- oder Insertionssehnen, und sind in diesem Falle, wie jede andere Sehne mit Muskelbündeln selbst verbunden; andere bilden selbständige Membranen; alle aber lassen sich auf rudimentär gewordene Muskelteile oder sogar völlig geschwundene Muskeln zurückführen (vgl. Anm. 1, S. 525).

4. Die Grundform der Achselhöhle ist die eines dreiseitigen Prismas, dessen beiden Grunddreiecke in die Ebene der Pektoralmuskeln und die des M. lat. dorsi fallen, und dessen Seitenflächen gebildet werden: von der Thoraxwand, der Unterseite des proximalen Drittels des Oberarmes und der Haut der Achselgrube.

5. Die Fascien der Achselhöhle lassen sich folgendermassen gruppieren:

a) An der Pektoralseite haben wir drei Schichten, welche die beiden Muskelschichten daselbst einhüllen.

b) Die Seite des M. lat. dorsi besitzt zwei Fascienblätter, die zu beiden Seiten dieses Muskels liegen, und die sich, wenn die Achselaponeurose fehlt, an dem Aussenrande des M. lat. dorsi vereinigen, die aber, wenn die Achselaponeurose gut ausgebildet ist, über und unter dieser z. T. mit ihr verwachsen zum Rande des M. pect. maj. weitergehen.

c) Auf der Thoraxwand liegt eine nur dünne Fascie.

d) An der Armseite ist keine ausgeprägte Fascie vorhanden.

e) Die laterale Wand der Achselhöhle besitzt entweder nur eine Fascie, wenn nämlich die Achselaponeurose fehlt, oder, wenn diese vorhanden ist, zwei Fascien, welche vor und hinter ihr liegen und teilweise mit ihr verwachsen sind.

6. Die Aponeurosen der Achselhöhle sind folgende:

a) An der Pektoralseite befinden sich zwei derselben und zwar beide in der Schicht des M. pect. min., also zwischen der

zweiten und dritten Schicht der Fascien. Die eine der Aponeurosen liegt in dem von den einander zugekehrten Rändern der Mm. pect. min. und coraco-brachialis begrenzten Dreieck, und ist auf den humeralen Insertionsteil des M. pect. min. anderer Säuger zurückzuführen. Die andere Aponeurose liegt vor dem M. subclavius. Sie entspringt von der Ursprungssehne dieses Muskels und inseriert an der Clavicula und dem Proc. corac. Auch sie ist auf eine gelegentlich vorkommende Muskelvarietät zurückzuführen.

b) Im Bereich des M. lat. dorsi finden wir meist nur rudimentäre aponeurotische Faserzüge. Ein System zieht von der Aussenseite des M. lat. dorsi über den M. teres maj. hinweg zum langen Kopf des M. triceps. Ein anderes System geht vom lateralen Rande der Scapula zur quergelagerten Sehne des M. lat. dorsi und von da zur Sehne des langen Kopfes des M. riceps weiter. Deren Deutung muss weiterer Untersuchung vorbehalten bleiben.

c) Die Thoraxwand trägt unter der Fascie aponeurotische Faserzüge, welche sich zwischen den Rippen ausspannen und der Interkostalmuskulatur zuzurechnen sind.

d) An dem der Achselhöhle zugehörigen Teil des Oberarmes beginnt in scharfem bogenförmigen Rande, dem Langerschen Armbogen die Oberarmaponeurose, die auf eine ehemals stärkere Ausbreitung des M. pect. maj. zurückzuführen sein dürfte.

e) Die laterale Wand endlich besitzt eine nicht konstante Aponeurose, die unter der Achselfascie liegt, und in armwärts konkavem Bogen, dem Langerschen sehnigen Achselbogen, endigt. Diese Aponeurose ist der letzte Rest einer bisweilen vorkommenden Muskelvarietät, die eine Art des Langerschen muskulösen Achselbogens repräsentiert, welche der Rest der bei anderen Säugern normal vorkommenden pektoralen Portion des M. lat. dorsi aufzu-

fassen ist. Mit dem Panniculus carnosus der übrigen Säuger hat diese Art des muskulösen Achselbogens nichts zu thun.

Zum Schluss entledige ich mich gern der angenehmen Pflicht, Herrn Geh.-Rat Merkel, Herrn Geh.-Rat Ehlers, sowie Herrn Prof. Kallius für die überaus liebenswürdige Überlassung des Materials und die freundliche Unterstützung bestens zu danken. Auch Herrn Oberlehrer Brandmüller, der mir einen Teil des vergleichenden Materials zur Verfügung stellte, danke ich bestens.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Blandin, Phil. Fréd., Traité d'anatomie topograph. etc. Paris 1826.
2. Velpeau, Alf. A. L. M., Traité d'anatomie chirurgicale etc. Éd. 1. Paris 1825. T. 1. p. 281 et 282.
3. Gerdy, Anatomie des formes extérieures du corps humain. Paris 1829. p. 169.
4. Velpeau, Alf. A. L. M., Traité d'anatomie chirurgicale. Éd. 3. Paris 1837. T. 2. p. 355.
5. Langer, Carl, Zur Anatomie des Musculus latissimus dorsi. Österreich med. Wochenschr. 1846. S. 454 u. f.
6. Hyrtl, J., Handbuch der topograph. Anatomie. 1847. T. 2. S. 197 ff.
7. Elsässer, F., Die Anatomie der Achselgegend des Menschen. Diss. med. Tüb. 1862. S. 43 ff.
8. Luschka, Anatomie des Menschen. 1862. T. 1, 2. S. 47.
9. Hyrtl, J., Handbuch der topographischen Anatomie. 5. Aufl. 1865. Bd. 2. S. 323.
10. Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie. 2. Aufl. 1871. Muskellehre. S. 30—32.
11. Poirier, P., Notes anatomiques sur l'aponévrose et le ligament suspenseur de l'aisselle. Progrès médical. 1888. p. 68—71.
12. — Traité d'anatomie humaine. T. 2. p. 160.
13. Charpy et Soulié, L'aponévrose axillaire. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1905. p. 268—287.
14. Merkel, Fr., Über die Halsfascie. Anat. Hefte. 1891. Bd. 1. S. 77—111.
15. Tobler, L., Der Achselbogen des Menschen, ein Rudiment des Panniculus carnosus der Mammalier. Morphol. Jahrbuch. Bd. 30. S. 453-507. 1902.
16. Turner, On the musculus sternalis. Journal of anat. and physiol. 1867. Vol. 1. p. 252.
17. Birmingham, A., Homologie and innervation of the Achselbogen etc. Journal of anat. and physiol. 1889. Vol. 23. p. 206.

Fig. 2.

Fig. 7

Fig. 5

Fig. 10

Fig. 6

Fig. 11

Fig. 12

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

18. Ruge, G., Die Hautmuskulatur der Monotremen und ihre Beziehungen zu dem Marsupial- und Mammar-Apparat. Jenaische Denkschriften. 1895. Bd. 5. p. 77 ff.
19. Kohlbrügge, I. H. F., Muskeln und periphere Nerven der Primaten, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Anomalien. Verhandelingen der Akademie van Wetenschapen. 2. Sectie. Deel 5. No. 6. Amsterdam 1897.
20. Wood, Proc. of Royal soc. of London. Vol. 14. p. 381—388. and Vol. 16. p. 494.
21. Perrin, Notes on some variation of the pectoralis major. Journal of anatomie and physiologie. Vol. 5. 1871. p. 237—238.
22. Humphry, Observations in myologie. p. 130.
23. Enders, H. B., Über ein Zwischenmuskelbündel im Gebiete des Pectoralis major s. Latissimus dorsi. Anat. Anz. 1893. Bd. 8. S. 389.
24. Princeteau, Société de biologie. 1892. 21. Mai.
25. Böse, Über einige Muskelvarietäten, den Pectoralis major, Latissimus dorsi und Achselbogen betreffend. Morphol. Jahrbuch. Bd. 32. S. 587—601.
26. Ruge, G., Der Hautrumpfmuskel der Säugetiere. Der M. sternalis und der Achselbogen des Menschen. Morphol. Jahrbuch. Bd. 33. H. 2 u. 3.
27. Saar, Dr. Günther, Freiherr von, Zur vergleichenden Anatomie der Brustmuskeln und des Deltamuskels. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1903. Anat. S. 153—204.
28. Meckel, J. F., System der vergleichenden Anatomie. 1828.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Würzburg.

ZUR ENTWICKELUNGSGESCHICHTE DES GEHIRNS DES HÜHNCHENS.

VON

K. KAMON
AUS KYOTO (JAPAN).

Mit 21 Figuren auf den lithographierten Tafeln 19/22.

Einleitung.

Die Morphogenie des Gehirns der höheren Wirbeltiere ist durch die Untersuchungen der zahlreichen Forscher bedeutend gefördert und erweitert worden. Man müsste glauben, dass sie dadurch endgültig festgestellt sei. Bei der genauen Betrachtung der Literatur kommt man aber gleich zu der Erkenntnis, dass die Morphologie des embryonalen Hirns bis auf die Gegenwart in manchen Punkten noch keine übereinstimmende Darstellung gefunden hat. Dies bezieht sich nämlich auf die Fragen nach der Hirngliederung, der Hemisphärenbildung, dem Lageverhältnis des Grosshirns zur genetischen Hirnachse und der Begrenzungen der einzelnen Hirnabschnitte etc. Es erscheint uns daher von Wert, mittelst einer genaueren Methode diese Fragen einer erneuten Prüfung zu unterziehen.

Im folgenden beabsichtige ich, mit Hilfe der Plattenmodelliermethode unsere morphologischen Kenntnisse von den Hühnerembryonen zu erweitern und dadurch zur Lösung der schwebenden Fragen beizutragen. Zum Studium dieser Aufgaben habe ich auf die Modelle besonders Gewicht gelegt, weil sie, abgesehen davon, dass bei Untersuchung über Hühnerembryonen die Plattenmodelliermethode noch nicht angewandt ist, für die morphologische Untersuchung eine sicherere Vorstellung bieten, als die blosse Schnittbeobachtung. Ich habe sieben verschiedene

Stadien von den Embryonen modelliert und glaube den oben erwähnten Zweck meiner Arbeit erreicht zu haben.

Dieselbe besteht aus vier Kapiteln: das erste liefert einen kurzen geschichtlichen Überblick über die Hirnmorphologie, darauf folgt die spezielle Beschreibung der Modelle, dann die erläuternde Zusammenstellung und als das letzte die Zusammenfassung.

A. Geschichtliches über die Morphogenesis des Hirns.

Nachstehende Schilderung giebt einen geschichtlichen Überblick der älteren Arbeiten über die Entwickelung des Hirns, insbesondere aber eine Zusammenstellung unserer Kenntnisse über die morphologische Entwickelung desselben, hauptsächlich bei Vögeln.

Malphigi (1687), Haller (1758) und andere [1]) haben schon am Hirn des Hühnerembryos die blasenförmigen Erweiterungen beobachtet, welche von ihnen Cellulae oder Vesiculae cerebrales genannt wurden. Sie unterschieden drei Hirnflächen am Hühnerembryo des zweiten Brütetages.

Tiedemann (1816) erwähnte in seiner „Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns" drei Hirnbläschen am dritten Brütetage, vier Hirnbläschen am Ende des dritten Tages oder am Anfang des folgenden, von welchen nach ihm die beiden vorderen die beiden Hemisphären des Grosshirns, das mittlere die Sehhügel und das hintere das Kleinhirn darstellen sollten.

[1]) Ich entnehme diese Angabe aus Kupffers Morphogenie des Zentralnervensystems (im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere von O. Hertwig, 14./15. Lieferung.)

Der erste, welcher am Hühnerembryo die Umgestaltungen des Centralnervensystems genau untersuchte, war E. K. Baer (1837). Seine Beschreibung bildet auch heute die Grundlage für die Morphogenie des Hirns der Wirbeltiere. Nach ihm teilt sich die Nervenröhre in zwei Hauptabschnitte, das Hirn und das Rückenmark. Sie sind morphologisch differenzierte Teile eines Primitivorgans, nämlich der Medullarröhre. Während das Rückenmark ziemlich gleichmässig bleibt und der Länge nach stark wächst, bildet sich das Hirn in heterogene Teile weiter aus. Zuerst differenziert sich das Hirn in zwei Teile, in einen vorderen rundlichen und einen hinteren längeren; bald darauf teilt sich der letztere wiederum in zwei Teile. Man hat nun drei Bläschen; diese sind das vordere, mittlere und hintere Hirnbläschen. Das vordere Bläschen teilt sich bald in zwei Abteilungen, indem die vorderste und obere Wand sich rasch hervorstülpt. Sie stülpt sich aber doppelt oder zu beiden Seiten neben der Mitte hervor, so dass diese im Verhältnis zu den beiden Seitenteilen eingesenkt bleibt. Der hintere Teil des vorderen Bläschens bleibt dagegen unpaarig und grenzt sich etwas von der vorderen Doppelblase ab — Zwischenhirn. Damit sind vier Abteilungen gegeben. Da die Doppelblase nur von der oberen Wand des vorderen Teils des vorderen Hirnbläschens hervorgeht, bleibt das ursprüngliche Vorderende der Medullarröhre hinter der Doppelblase bestehen, wird eine unmittelbare Verlängerung des Zwischenhirns. Dieses Vorderende wird durch die allgemeine Krümmung des Hirns nach dem Rückenmark hin zurückgebogen und bildet sich zum Hirntrichter aus. Das hintere Bläschen sondert sich auch in zwei Bläschen, ein vorderes kürzeres und ein hinteres längeres. So sind fünf Bläschen aus den ursprünglichen drei entstanden, die Baer als das Vorderhirn, Zwischenhirn, Mittelhirn, Hinterhirn und Nachhirn bezeichnet hat. Aus der Doppelblase des Vorderhirns entstehen die Grosshirnhemisphären mit den Seitenventrikeln. Die Höhle des Zwischenhirns wird der dritte Ven-

trikel, die Seitenwände liefern die Sehhügel. Aus der Wand des Mittelhirns entstehen oben die Vierhügel, unten die Hirnschenkel, seine Höhle wird die Wasserleitung. Das Hinterhirn wird zum Kleinhirn, das Nachhirn zum verlängerten Mark; beide Höhlen zusammen gestalten sich zum vierten Ventrikel um. Er beobachtete am Hühnerembryo des dritten Tages mehrere kurze Faltungen, an jeder Seitenwand des verlängerten Markes eine metamere Segmentation des Rautenhirns.

Eine etwas abweichende Beschreibung über die Gliederung des Hirns fand ich bei R. Remak (1855). Während des zweiten Tages erscheinen, sagt er, in der Reihenfolge von vorn nach hinten sukzessive vier blasige Auftreibungen: zuerst das Vorderhirn, dann das Mittelhirn, etwas später das Hinterhirn und dann das Nachhirn, welch letzteres an den Wänden fünf bis sechs sehr kleine symmetrische Einkerbungen zeigt. Bald darauf wachsen die beiden Hemisphären aus dem vorderen Ende und der unteren Wand des Vorderhirns hervor, wodurch das ursprüngliche Vorderhirn zum Zwischenhirn wird. Er hält also die Hemisphären für eine neue Bildung. Damit sind fünf Bläschen aus ursprünglichen vier entstanden. Die Augenblasen, welche anfänglich seitliche Ausstülpungen des Vorderhirns waren, erschienen ihm durch die Entwickelung der Hemisphären als die Auswüchse des Bodens des Zwischenhirns. Er schreibt weiter: Das Wachstum der Hemisphären nach unten bedingt die Hirnkrümmung, welche derart vor sich geht, dass die Hemisphären und zum Teil auch das Zwischenhirn über die Spitze der Chorda hinaus unter einem Winkel sich ventralwärts stark ausdehnen. Mit dieser Hirnkrümmung erleidet die Hirnröhre zu Anfang des dritten Tages eine auffallende Formveränderung, die er als Abflachung des Gehirns bezeichnete. Es schwinden nämlich um die angegebene Zeit die Einschnürungen, welche früher zwischen den einzelnen Hirnbläschen vorhanden waren. Die Verwischung jeder Grenze ist sehr vollständig; sie dauert

aber nur wenige Stunden. Es zeigen sich alsbald wieder Hirnabteilungen, indem einzelne Teile des Gehirns durch ungleiches Wachstum stärkere Hervortreibungen bilden. Er hat aber unentschieden gelassen, ob bei dieser neuen Gliederung die früheren Grenzen genau eingehalten werden. Das Hinterhirn bildet mit dem Nachhirn den sogenannten Nackenhöcker; äusserlich zwischen dem Hinter- und Nachhirn ist keine Abgrenzung vorhanden: sie unterscheiden sich einigermassen aber durch die Dickendifferenz in der Dorsalwand, welche im vorderen Teil des Hinterhirns sich verdickt, im hinteren Teil desselben und im Nachhirn dünn, membranös ist. Remak beschreibt weiter genau die metamere Segmentation des Rautenhirns: Die Seitenwände des verlängerten Markes zeigen vier bis fünf seitliche Einkerbungen. Dieselben entsprechen, ihrer Lage nach, den vor der Krümmung und Abflachung des Gehirns an denselben Stellen gewesenen Einschnürungen und teilen jede Seitenwand des Nachhirns in fünf bis sechs fast quadratische Felder. Diese quadratischen Felder sind zweifelsohne die Neuromeren des Rautenhirns.

Reichert (1861) liess aus der anfangs mehr sich gleichmässig verhaltenden Hirnröhre drei Hirnbläschen hervorgehen die er als I., II. und III. Gehirnbläschen benannte. Bald darauf wachsen die Grosshirnbläschen aus dem vorderen und oberen Bezirk des I. Gehirnbläschens seitlich aus; damit ist die Entstehung von vier Bläschen aus den ursprünglichen dreien gegeben. Viel später sondert sich das III. Gehirnbläschen in zwei Teile, das Hinterhirn und Nachhirn. Diese zwei letzteren hielt er nicht für gleichwertig, wie I. und II. Gehirnbläschen, sondern nur für die Unterabteilungen des III. Gehirnbläschens.

Er bestritt die Angabe Baers, dass der Hirntrichter dem Vorderende des Hirns entspreche, und behauptete, dass der Trichter nicht als das Vorderende der Hirnröhre betrachtet werden könne, sondern dass der vordere Abschluss des Gehirns

genetisch vor dem Chiasma in der späteren Lamina terminalis der dritten Hirnkammer zu suchen sei.

In Bezug auf die Bildung der Grosshirnhemisphären hat Reichert eine interessante und zutreffende Erklärung gegeben. Er sagte wie folgt: „Die Grosshirnbläschen bilden sich nämlich im wesentlichen wie die Augenblasen, d. h. die seitlichen Erweiterungen an der vorderen und oberen Partie des ersten Gehirnbläschens sondern sich von dem letzteren unter der Form eines Abschnürungsprozesses ab. Es bleibt also gleich anfangs an der betreffenden Stelle eine mittlere, am Abschnürungsprozess unbeteiligte Partie des ersten Hirnbläschens zurück, die sich keilförmig zwischen die Grosshirnbläschen hineinschiebt." — „Die Grosshirnbläschen sind Hohlkörper wie das I. Hirnbläschen, und dementsprechend könnte man auch sagen, dass sie als seitliche Hohlknospen am vorderen und oberen Bezirk des Stammbläschens hervorwachsen."

Koelliker (1861) stimmt in der Hauptsache in Einteilung und Schilderung der Hirnblasen mit v. Baer überein. Er erwähnt zudem, dass die Entwickelung der beiden Grosshirnhemisphären mit der Bildung der Hirnsichel im innigsten Zusammenhang steht — Hirnsicheltheorie (ich).

Im Jahre 1868 veröffentlichte W. His seine Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes (die erste Entwickelung des Hühnchens im Ei), wodurch auch die Kenntnisse der frühen Entwickelung des Hirns bedeutend gefördert wurden. Am Ende des zweiten Brütetages treten, nach ihm, eine beträchtliche Verlängerung des Hirns und die bekannte Krümmung seiner Längsachse mit der Abflachung desselben auf. Zunächst biegt sich das Vorderhirn nach abwärts; es erfährt vor und hinter der Grenze des Mittelhirns die Gehirnachse eine doppelte Krümmung — Scheitelkrümmung. Die eingeschnürte Strecke zwischen dem Vorderhirn und Mittelhirn wird beim Eintritt der Krümmung stark in die Länge gezogen, erweitert sich blasig;

sie grenzt sich somit nur als Zwischenhirn vom eigentlichen Vorderhirn ab. Der Boden des Zwischenhirns buchtet sich zum Trichter aus. Auch das Hinterhirn und das Nachhirn werden beim Eintritt der Kopfkrümmung in die Länge gezogen; zugleich verwischt sich die vorher vorhanden gewesene scharfe Grenze zwischen den beiden. Später, um die zweite Hälfte des dritten Tages beginnen am Vorderhirn die Hemisphären hervorzutreten, während auf der Grenze von Hinterhirn und Nachhirn die Brückenkrümmung, am Endteil des Nachhirns die Nackenkrümmung sich entwickelt. Die Teilung der ursprünglich unpaarigen Hemisphärenblase sollte, nach His, durch eine longitudinale Einschnürung eingeleitet sein, welche der früheren Schlusslinie des Medullarrohres folgt. Er sagte wie folgt: „Die longitudinale Einschnürung des Vorderhirns findet ihren Grund in der axialen Verbindung des Trichters mit dem vorderen Ende des Darmes. Ähnlich einem, der Länge nach über das Gehirn gelegten Bande schneidet der stärker gespannte mediane Streifen erst das Vorderhirn, später in das Zwischenhirn und schliesslich, obwohl gering, auch noch in das Mittelhirn ein. Dabei wird dieser Mittelstreifen am Vorderhirn und am Mittelhirn beträchtlich verdünnt, er wird zu einer dünnen Platte, der Deckplatte der Seitenventrikel und des dritten Ventrikels. Durch diese Ausdehnungshemmung, welche das Vorderhirn in der Medianebene erfährt, wird dasselbe genötigt, seitlich sich auszubuchten, damit die Bildung der Hemisphären Schritt für Schritt vor sich gehen kann — Hemmungstheorie. In Bezug auf den Endpunkt der Hirnachse war His zu der gleichen Anschauung, wie Baer gelangt. Er verlegte nämlich denselben in den Recessus infundibuli. Eine Stelle, an welcher die Kuppe des Vorderdarmes an der unteren Fläche des Vorderhirns fest zusammenhängt, sagte er, sei der Endpunkt der Achse. An dieser Stelle verlängert sich die untere Fläche des Gehirns in eine quere nach rückwärts gewendete Leiste, die er als Basilarleiste bezeichnete.

Der axiale Teil dieser Leiste, welcher einzig an diesem Endpunkt festhaftet, ziehe sich zu einer stumpfen Pyramide, dem Trichter aus.

Später (1869) gab His für die primären Krümmungen die zum Teil älteren, zum Teil neuen Bezeichnungen; es ist dies die Hakenkrümmung, Mittelwölbung, Brückenkrümmung (zuerst von Koelliker so bezeichnet) und Nackenkrümmung. Dazu kommen bei dem Gehirn der drei höheren Wirbeltierklassen zwei fernere Krümmungen hinzu, welche His als sekundäre bezeichnete, nämlich die Scheitelkrümmungen, eine vordere und eine hintere. Die Brückenkrümmung bildet sich beim Hühnchen erst spät und überhaupt schwach aus.

Im Jahre 1877 erschien die bekannte Arbeit Mihalkovics. Nach ihm entstehen drei ursprüngliche Hirnbläschen zu gleicher Zeit, das primäre Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn, die einander homolog sind. Es ist dies die dreifache Gliederung der Hirnröhre. In dieser Zeit sollten alle jene Teile des Gehirns noch fehlen, welche später vor den Augenblasen liegen, da die ganze Seitenwand des primären Vorderhirns in die Bildung der Augenblasen eingeht; insbesondere sei von der Anlage des Grosshirns noch nichts vorhanden; dieser Hirnteil müsste durch einen Auswachsungsprozess aus dem Vorderhirn neugebildet werden; der vordere Schlussteil des primären Vorderhirns sollte dann nicht jener Schlussplatte gleich sein, welche später das sekundäre Vorderhirn abschliesst. Auf die dreifache Gliederung folgt eine vierfache, indem das primäre Hinterhirnbläschen sich in zwei Teile teilt, das Hinterhirnbläschen und Nachhirnbläschen. Diese vierfache Gliederung ist ein sekundärer Vorgang, darum sind die entstandenen zwei Bläschen nur miteinander gleichwertig. Erst später nach der vierfachen Gliederung geht die fünffache vor sich, indem aus der vorderen Wand des primären Vorderhirns eine neue unpaare Blase sich auswächst, welche Mihalkovics als sekundäres Vorderhirn bezeichnete; das ursprüng-

liche Vorderhirnbläschen, aus welchem das letztere sich auswachsen sollte, hat seine frühere Lage beibehalten und wurde von ihm als primäres Vorderhirn benannt. Da das sekundäre Vorderhirn sich so nach einer anderen Art und später entwickelt, so sei es den drei primären Gehirnbläschen nicht homolog. Das neugebildete sekundäre Vorderhirn, sagte Mihalkovics, wächst nicht in der ursprünglichen geraden Richtung der Hirnachse aus, sondern in einem ventralwärts geneigten Bogen. Anfangs ist diese Krümmung sehr schwach, wird aber bald stärker und es beteiligt sich an der Biegung auch die Achse des primären Vorderhirnbläschens. Durch die Neubildung des sekundären Vorderhirns sind im ganzen fünf Bläschen entstanden: Das sekundäre Vorderhirn, primäre Vorderhirn, das Mittelhirn, Hinter- und Nachhirn.

Seine Ansicht über die Teilung des unpaarigen sekundären Vorderhirns in beide Hemisphären ist nicht zutreffend, scheint mir jedoch bemerkenswert. Das sekundäre Vorderhirn wird, nach ihm, durch eine sichelförmige Einschnürung vom Zwischenhirn abgesetzt und zugleich durch die Fortsetzung derselben nach vorne in einen oberen grösseren gewölbten und einen unteren kleineren Teil geteilt. Der obere Teil ist die Anlage der Hemisphären, insbesondere des Mantelteils, der untere enthält die Anlage der Stammganglien des Grosshirns und wurde von ihm als Stammteil bezeichnet. Die Hemisphärenblase ist anfangs eine unpaarige Blase vor dem Zwischenhirn und über dem Stammteil des sekundären Vorderhirns. Wenn diese gemeinsame Hemisphärenblase eine gewisse Grösse erreicht hat, dann wird sie durch die embryonale Hirnsichel, die in der Medianlinie einschneidet, in eine rechte und linke Hälfte geteilt. Mihalkovics betrachtet also die Hemisphärenbildung als Folge der aktiv einschneidenden Hirnsichel. Es ist dies seine Hirnsicheltheorie, welche von den meisten Anatomen angenommen wurde.

Die Hirnachse, die durch die Mitte der Röhrenlichtung geht, soll nach ihm in der Mitte der Schlussplatte des Vorderhirns enden.

Koelliker (1879) erwähnte, dass das sekundäre Vorderhirn durch das nach vorn und oben gerichtete Auswachsen des zwischen den Augenblasen gelegenen Teils des primären Vorderhirns entsteht, während der Rest des letzteren mit der Abschnürung der Augenblasen sich zum Zwischenhirn umbildet, mit dessen unterer Seite hin die Augenblasen in Verbindung stehen. Ihm schien das sekundäre Vorderhirn vorwiegend eine Neubildung zu sein, doch glaubte er, dass es auch Elemente des ursprünglichen Vorderhirns enthält und bestritt die Angabe Mihalkovics, der das sekundäre Vorderhirn für bei der ersten Anlage gar nicht vorhanden hielt. In Bezug auf die Sonderung der dritten Hirnblase in Hinterhirn und Nachhirn liess er sie viel später vor sich gehen, als die Teilung des primären Vorderhirns. Ferner erwähnte er, dass das sekundäre Vorderhirn bei seinem ersten Auftreten wie ein paariger seitlicher Auswuchs der ersten Hirnblase erscheine.

Kupffer und Benecke haben in ihren „Photogrammen zur Ontogenie der Vögel" (1879) zahlreiche photographische Abbildungen in verschiedenen Entwickelungsstadien von Hühnchen, Sperling, Taube etc. gegeben.

Van Wijhe (1884) fand an Entenembryonen in der Periode von 12—28 Urwirbeln stets einen schlitzförmigen Neuroporus oder wenigstens den Zusammenhang des Hirns mit der Epidermis. Er bemerkt dabei, dass diese Stelle am vorderen Pol der Körperachse und zugleich auf der Mitte der Vorderhirnblase liege.

E. Beraneck war der erste, welcher die Segmentation an den Seitenwänden der Medulla oblongata mit den Nerven in Zusammenhang brachte. Er fand im Jahre 1884 bei jungen Embryonen von Lacerta agilis 5 Falten (replis medullaires), von welchen die erste in Beziehung zum Trigeminus, die dritte zum Acustico-facialis stehe, wahrscheinlich die fünfte zum Glosso-

pharyngeus. Im Jahre 1887 untersuchte er diese Segmentation bei Hühnerembryonen. In der ersten Hälfte des zweiten Brütetages beobachtete er wieder 5 echte Falten (les vrais replis), welche wie bei Lacerta in bestimmter Beziehung zu den Nerven standen, nämlich: die erste und auch die zweite steht mit dem Trigeminus, die dritte mit dem Acustico-facialis, die vierte mit dem Abducens, die fünfte mit dem Glosso-pharyngeus in Verbindung. Am dritten Bebrütungstage bemerkte er vor diesen fünf echten Falten noch eine neue Falte, welche zur Anlage des Kleinhirns werde und durch ihre eigenartige Beschaffenheit von den fünf echten Falten sich unterscheidet. Somit entsprechen seine fünf echten Falten dem zweiten bis sechsten Rautenhirnneuromer und jene neue Falte dem ersten. H. Orr, welcher im Jahre 1887 die genaueren Untersuchungen über dasselbe Thema bei Lacertiliern aufstellte, bezeichnete zuerst die replis medullaires von Beraneck als Neuromeren.

Auch Zimmermann (1891) untersuchte die Neuromerie an Hühner- und Kaninchenembryonen und auch an Embryonen von Acanthias und Mustelus. Er sah kurz vor dem Schluss der Medullarröhre 3 vorderste grössere und 5 dahinterliegende kleinere Abschnitte; die drei ersteren bezeichnete er als Vorder-, Mittel- und Hinterhirnblase. Diese drei Blasen teilen sich nun sekundär wieder in einzelne, unter sich gleiche Teile und zwar die Vorderhirnblase in 2, die Mittelhirnblase in 3 und die Hinterhirnblase wieder in 3 Encephalomeren. Die fünf hintersten teilen sich nicht weiter. Im ganzen zählte er am Hirn 13 Encephalomeren. Weiter gab er die Beziehungen der einzelnen Encephalomeren zu den Nerven an. Die Abbildungen fehlen dazu.

His erwähnte in seiner Arbeit „Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns“ (1892), dass das Gehirn sich gleich nach erfolgtem Schluss in drei Hauptabschnitte gliedert, das Grosshirn (primäre Vorderhirn), Mittelhirn und Rautenhirn. Sowie die Augenblasen abgeschnürt sind, vollzieht sich die Scheidung

des sekundären Vorderhirns vom Zwischenhirn; die Trennungsfurche geht an der ventralen Seite hinter der Basilarleiste vorbei und bald pflegt sich das Vorderhirn durch seine stärkere Auftreibung vor den dahinterliegenden Teilen auszuzeichnen. Er unterschied an ihm den Hemisphärenteil und den die Augenblase abgebenden Grundteil. Am Rautenhirn unterschied er drei Abschnitte: das Nachhirn, Hinterhirn und den Isthmus, welch letzterer das vordere verjüngte Stück des Rautenhirns sei.

Statt einer Hirnachse hat er drei Achsen vorgeschlagen, eine basilare, mittlere und dorsale, von denen er die erstere schon seit langem in seinen Arbeiten verwendet. Die basilare Achse, welche der Mittellinie des Hirnbodens folgt, sollte im Recessus infundibuli enden, wie vorher erwähnt. Die mittlere Achse, die durch die Mitte der Röhrenlichtung geht, liegt, nach ihm, in einer Ebene, welche die Grund- und Flügelplatte des Gehirns voneinander scheidet und ihr Endpunkt trifft die vordere Endfläche im Recessus opticus. Die dorsale Achse, welche der dorsalen Naht der Hirnröhre folgt, sollte im Angulus terminalis (= Recessus neuroporicus Burkhardts) am oberen Rand der Lamina terminalis enden.

In einer Arbeit Kupffers, der „Entwickelung des Kopfes von Acipenser sturio an Medianschnitten untersucht" (1893), erfahre ich interessante Aufschlüsse über die Hirnentwickelung. Er bestätigte beim Stör, dass das Hirn sich zunächst in zwei Abschnitte gliedert, dieselben, die His als Rautenhirnarm und Grosshirnarm unterscheidet. Kuppfer bezeichnete dieselben als Vorhirn und Nachhirn. Auf dieser zweifachen Gliederung folgt eine dreifache, indem das Vorhirn sich in zwei Teile sondert. Diese drei Hirnabschnitte, das Vorderhirn, Mittelhirn und Nachhirn bleiben, nach ihm, als solche bestehen. Das Grosshirn und das Kleinhirn sollen nur Partialbildungen sein, die genetisch mit den Abbildungen des dreigliedrigen Hirns nicht verglichen werden können. Der Lage nach soll das Grosshirn ein Ober-

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

Fig. 21.

Verlag v. J. F. Bergmann, Wiesbaden

Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz

hirn, ein Epencephalon, sein, weil es dorsal hinter dem Achsenende entstehe. Er sagte weiter: „Der vorderste mediane Abschnitt des III. Ventrikels ist nicht als zum Stammteil des Grosshirns gehörig zu betrachten, denn vom Recessus olfactorius impar an bis zum Chiasma opt. entspricht die Vorderwand des dritten Ventrikels der ursprünglichen Vorderwand des Vorderhirns, welches bisher als primäres bezeichnet wurde. Der bleibende Zusammenhang des Grosshirns mit dem Hirnstamm in der Medianebene muss dorsalwärts vom Lobus resp. Recessus olf. imp. an der Tela chorioidea sup. gesucht werden. Damit wird die Unterscheidung eines Zwischenhirns im bisherigen Sinne überflüssig."

Kupffer fand an Acipenser, dass die zuletzt sich schliessende Stelle der Hirnröhre an der Grenze zwischen der Dachwand und der Vorderwand liegt und dem Neuroporus bei Amphioxus entspricht, und dass sie sich zu einem schnabelförmigen Fortsatz ausbildet, den er als Lobus olfactorius imp. bezeichnet hat. Er verlegte in diesen Lobus den Endpunkt der Hirnachse, die in der Mitte der Röhrenlichtung verläuft. Es ist dies die genetische Achse Kupffers.

G. Henrich (1897) beschrieb die Bildungsweise der Hemisphären beim Huhn genau. Er versetzte im Anschluss an Kupffer den Endpunkt der genetischen Hirnachse in den Lobus olfactorius impar (= Recessus neuroporicus) und nahm die rein dorsale Lage der Gehirnanlage zur Hirnachse an. Es sollte nach ihm leicht sein, bei Hühnerembryonen den Endpunkt der Achse (den Recessus neuroporicus) mit grosser Genauigkeit festzustellen. Die Frage, ob das Grosshirn unpaar oder paarig angelegt werde, hat er wie folgt beantwortet: „Keines von beiden ist der Fall, sondern es findet von Anfang an mit Beginn der Abgrenzung des Epencephalon vom Parencephalon eine Dreiteilung statt, in einen unpaaren, mittleren und rudimentär bleibenden Teil, das unpaare Encephalon s. str. und in

zwei paarige, zu mächtiger Entfaltung gelangende birnförmige Ausstülpungen der Seitenwände, die Hemisphären." Seine weitere Angabe besteht in der Verneinung der rein mechanischen Theorie, welche Mihalkovics und His über den Vorgang des Paarigwerdens der von ihnen für unpaarig angelegt gehaltenen Grosshirnanlage aufstellten; er suchte die Ursache dieser Vorgänge durch innere Wachstumsbedingungen zu erklären.

Gegenbaur (1899) sagt über die Teilung des primären Vorderhirns wie folgt: „Der zwischen den primären Augenblasen befindliche Teil des Vorderhirns wächst bedeutender nach vorne und abwärts und bildet somit einen neuen Abschnitt, das sekundäre Vorderhirn, einen Teil, welcher nicht schon in der ersten Anlage gesondert bestand. Wir wollen ihn fernerhin einfach als Vorderhirn bezeichnen. Der übrig bleibende Teil stellt das Zwischenhirn vor, mit welchem dann die Augenblasen sich im Zusammenhang finden." Diese Schilderung stimmt mit der Ansicht Mihalkovics überein. Die Bildung der Hemisphären, welche aus dem einfachen Vorderhirn hervorgehen, hat er ganz zutreffend aufgefasst. Er erwähnte darüber, dass die Hirnsichelanlage nur einer zwischen beiden Hemisphären entstehenden Lücke folgt, aber keine Ursache für die Scheidung der Hemisphären ist und dass die letztere in der bilateralen Entfaltung des Gehirns selbst liegt. Er sagte weiter, dass der anfänglich einheitliche Binnenraum sich mit der Ausdehnung des Grosshirns auf beide Hemisphären verteilt, in denselben die Seitenventrikel vorstellt und dass eine mediane Strecke des Binnenraumes der Rest des ursprünglich einheitlichen Vorderhirnraumes ist.

Charles Hill (1899 u. 1900) stellte Untersuchungen über die Neuromerie an Embryonen der Salmoniden und der Hühner mit reichlicherem Material an. Er verfolgte dabei verschiedene Stadien von der ganz offenen Medullarplatte bis zur geschlossenen Hirnröhre. An den Hühnerembryonen mit einem bis sechs

Urwirbeln beobachtete er deutlich elf Paar Segmente (Neuromeren), von denen drei auf das Vorderhirn, zwei auf das Mittelhirn und sechs auf das Rautenhirn entfallen; später beginnen die Segmente erst am Vorderhirn und dann am Mittelhirn zu verschwinden: bei Embryonen mit elf Urwirbeln unterschied er drei Hirnblasen, die Vorderhirnblase, Mittelhirnblase und eine dritte Blase, welche durch Verschmelzung zweier Neuromeren entstanden ist. Bei Seitenansicht liessen die zwei letzteren Blasen noch ihre Zusammensetzung aus je zwei Neuromeren erkennen. An dem vorderen Neuromer der dritten Blase (also dem sechsten Neuromer) entstehe das Kleinhirn. An Embryonen des dritten Tages bemerkte er wieder am Vorderhirn drei Segmente, am Mittelhirn keine mehr, so dass das letztere einfach bleibt. Er hielt es aber nicht für wahrscheinlich, dass diese drei Segmente am Vorderhirn mit den drei ursprünglichen vordersten identisch sind. In diesem Stadium war das sechste Neuromer stark entwickelt; die anderen fünf Neuromeren waren deutlich sichtbar. Auch bei den Salmoniden hat Hill elf Paar Neuromeren nachgewiesen, wie bei den Hühnern.

A. Weber (1900) untersuchte die Segmentation des Vorderhirns an Goldfasanen- und Hühnerembryonen, indem er sich für die ersteren seiner Plattenmodelle, für die letzteren ausschliesslich des Studiums seiner Schnitte bediente. Er verfolgte bei Fasanenembryonen sechs Stadien von zehn Urwirbeln an (40 Bebrütungsstunden) bis zu einem Stadium, in welchem sich 16 bis 18 Urwirbel hinter der Kopfscheide des Amnion befanden (64 Stunden), bei Hühnerembryonen vier Stadien von acht Urwirbeln an (44 Brütestunden) bis zu 15 Urwirbeln (68 Stunden). Bei den Fasanenembryonen sah er am Vorderhirn ein vorderstes neben-neuroporisches Segment (Segment juxta-neuroporique) und drei grössere hintereinander folgende Segmente. Diese Neuromeren waren durch ringförmige äussere Furchen und entsprechende innere Leisten voneinander getrennt. Das neben-

neuroporische Segment soll nach ihm den unpaaren Lobus olfactorius geben; von den drei grösseren Neuromeren liefere das erste das Telencephalon, das zweite das Parencephalon und das dritte das Synencephalon. Bei den Hühnerembryonen beobachtete er auf dem Boden des Vorderhirns drei ventrale Falten, welche denen der Fasanenembryonen entsprechen sollen und ganz vorne zwei (anstatt eins) kleinere neben-neuroporische Segmente, welche nur im jüngsten Stadium (mit acht Urwirbeln, 44 Brütestunden) deutlich zu sehen waren; der unpaare Lobus olfact. soll nach ihm bei Hühnern aus der Verschmelzung der zwei neben-neuroporischen Segmente entstehen. Die anderen drei ventralen Falten sollen sich ganz gleich verhalten, wie die drei Neuromeren des Vorderhirns bei Fasanenembryonen. Da das jüngste Stadium der Fasanenembryonen zehn Urwirbel aufwies, so würde dieses demselben Stadium bei dem Huhnembryo entsprechen, in welchem Hill die drei primären Segmente nicht mehr unterscheiden konnte.

O. Hertwig (1902) lässt einen neuen Hirnteil aus der vorderen Wand des primären Vorderhirns hervorwachsen und den so neu entstandenen Hirnteil (das Telencephalon) durch die einschneidende Wirkung der primitiven Hirnsichel in die beiden Hemisphären zerlegen (Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte, Hertwig 1902). In dieser Hinsicht hat er sich also der Meinung Mihalkovics vollständig angeschlossen.

Kupffer hat im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere von Oskar Hertwig die Morphogenie des Centralnervensystems (14./15. und 16. Lief. 1902, 21./22. Lief. 1905) beschrieben. Auf diese Morphogenie verweise ich hier, da ich während meiner Arbeit auf dieselbe zurückkommen werde.

Ich gehe nun zu meinen eigenen Untersuchungen über und beginne mit der speziellen Beschreibung der Modelle. Von den Modellen habe ich die äussere Fläche der linken und die innere der rechten Modellhälfte abgebildet und beschrieben.

B. Spezielle Beschreibung.

Hühnerembryo I. Bebrütung 44 Stunden.

Es ist dies der jüngste Embryo (mit 12 Urwirbeln), den ich untersuchte und entspricht der Fig. 11 der Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Huhns nach Keibel (1900). Das Plattenmodell dieses Embryo ist in Fig. 1 von der Seite und in Fig. 2 von innen gesehen wiedergegeben.

Die Hirnröhre zeigt eine schwache dorsalwärts konvexe allgemeine Biegung, welche auch die späteren Stadien besitzen; ausserdem ist sie mit ihrem angeschwollenen Vorderende nach der ventralen Seite etwas stärker gebeugt, doch nur so schwach, dass man in der dorsalen Ansicht alle einzelnen Hirnabschnitte gut sehen kann. Der Neuroporus ist fast geschlossen; aber in den zu dem Modelle gehörigen Schnitten kann ich die Umschlagsstelle der beiden Lippen desselben in das peripherische Ektoderm deutlich erkennen; diese Stelle ist innen sehr schwach vertieft und entspricht dem Recessus neuroporicus.

Untersucht man das Modell von der Seite (Fig. 1), so bemerkt man vorne eine breite Falte, welche die dorsalwärts gerichtete Knickung des Bodens bedingt. Es ist dies die ventrale Hirnfalte, Plica encephali ventralis Kupffers (Fig. 1 Pv.). Auch kaudalwärts sieht man zwei kleinere Vertiefungen des Bodens, welche durch die Vorwölbungen der Nachbarblasen erzeugt und nur von vorübergehender Natur sind. In diesem Stadium besteht die Hirnröhre aus acht Blasen, welche durch ringförmige

Einschnürungen voneinander getrennt sind. In Verfolgung der späteren Stadien der Modelle konnte ich nachweisen, dass die vorderste Blase dem Vorderhirn, Prosencephalon, die zweite und dritte zusammen dem Mittelhirn, Mesencephalon und die vierte bis achte zusammen dem Rautenhirn, Rhombencephalon der anatomischen Nomenklatur entsprechen.

Der vorderste Teil oder das Vorderhirn (P) bildet die grösste Hirnblase. Aus beiden Seitenwänden desselben stülpen sich die primären Augenblasen (Au) aus; die Wand des Vorderhirns geht allmählich in die der Augenblasen über, so dass dieses mit den letzteren ein nach beiden lateralen Enden verschmälertes quergestelltes Ellipsoid darstellt. In der ventralen Seite der Vorderhirnblase und zwar in der Mitte zwischen den beiderseitigen Augenblasen befindet sich eine kleine flache Erhebung (in der Abbildung nicht deutlich), welche innen einer flachen Bucht, dem Recessus opticus[1]), entspricht. Etwas kaudalwärts von dieser Erhebung in der Medianlinie sieht man wieder einen flachen Vorsprung, welcher von His als Basilarleiste (Bl.) bezeichnet wurde. Die Grenzfurche zwischen der vordersten und der zweiten Blase ist deutlich sichtbar und verläuft über die Seitenwände, verschwindet nach der Medianlinie des Daches.

Von der zweiten und dritten Blase, welche zusammen dem Mittelhirn (M.) entsprechen, ist die erstere kleiner, als die letztere, welche sich lateral- und ventralwärts stark vorwölbt. Die beiden Blasen sind ungefähr kugelförmig und voneinander durch eine schwache, doch deutliche Furche geschieden, und liegen auf dem Scheitel der ventralen Hirnfalte. Das Mittelhirn besteht also in diesem Stadium aus zwei Neuromerenblasen. Die Grenzfurche zwischen der dritten und der vierten Blase (also zwischen dem Mittelhirn und Rautenhirn) ist tief und deutlich ausgeprägt

---

[1]) Damit meine ich den unpaaren mittleren Teil der nachher zu erwähnenden interoptischen Furche.

und verläuft vom Boden über die Seitenwände bis nach der Medianlinie des Daches.

Die vierte Blase (R. 4), welche in diesem Stadium durch Verschmelzung zweier Neuromeren entstanden ist, wie Hill dies nachwies, hat eine einfache kugelförmige Gestalt. Sie ist lateral- und auch ventralwärts gewölbt und etwas kleiner, als die dritte Blase. Die Grenzfurche zwischen dieser vierten und der fünften ist deutlich sichtbar und zieht vom Boden an über die Seitenwand bis nach der Medianlinie des Daches hin. Die fünfte bis achte Blase (R. 5, 6, 7, 8) sind untereinander fast gleich gross, und viel kleiner, als die vierte Blase. Diese vier Blasen sind auch ungefähr kugelförmig und wölben sich nur lateralwärts vor. Die Grenzfurchen zwischen den einzelnen Blasen zeigen sich nur auf den Seitenwänden, erreichen den Boden und die Medianlinie des Daches nicht und sind im allgemeinen schwach ausgebildet. Das Rautenhirn (R.) besteht also aus einer grösseren Blase (ursprünglich zwei Neuromeren) und vier kleineren Neuromeren, welch alle sich bald später zu einer länglichen Blase verschmelzen. Der siebenten und achten Blase der Hirnröhre gegenüber befindet sich eine sehr schwach vertiefte Platte, welche die Ohrgrube darstellt (in der Abbildung weggenommen). Vor dem vorderen Teil der konkaven ventro-medialen Fläche dieser Ohrgrube bemerkt man eine quergestellte Nervenzellenmasse, welche in die Seitenwand der vorletzten Blase der Hirnröhre übergeht. Es ist die Anlage des Ganglion acusticofaciale (G. acf.), welches unter allen Hirnganglien am frühesten auftritt.

An der Innenseite der Hirnröhre (Fig. 2) entsprechen den äusseren Wölbungen und Furchen innere Aushöhlungen und Leisten. Die Höhle der Vorderhirnblase (P.) ist nach allen Seiten ausgebaucht und am grössten; sie setzt sich ohne Grenze in das allmählich verschmälerte Lumen der Augenblasen fort. Der Recessus neuroporicus (R. n.) ist nur schwach ausgebildet (am Modell nicht sichtbar). Der Recessus opticus (R. o.), welcher

ventral in der Mitte zwischen den beiderseitigen Augenblasen gelegen ist, ist hier noch flach. Die Grenzleiste zwischen der vordersten und zweiten Blase und zwischen der zweiten und dritten Blase ist schwach, aber doch sichtbar, während sie zwischen der dritten und vierten Blase und zwischen der vierten und fünften Blase innen stärker vorspringt. Auch die Höhlen der fünften bis achten Blase sind durch die deutlich sichtbaren Grenzleisten voneinander getrennt.

Embryo II. Bebrütung 44 Stunden.

Dieser Embryo ist weiter entwickelt als der vorige und entspricht ungefähr der Fig. 12 der Normentafel Keibels. Das Modell ist in zwei Ansichten wiedergegeben, Fig. 3 zeigt es von aussen, Fig. 4 von innen.

Die Hirnkrümmung hat im vorderen Teil etwas zugenommen. Auch in diesem Stadium konnte ich an den Schnitten die Stelle des Neuroporus an der innigen Verlötung der Vorderhirnwand mit dem peripheren Ektoderm deutlich erkennen; aber der Recessus neuroporicus ist sehr schwach ausgebildet (die Stelle des Recessus ist an Fig. 4 mit Rn angedeutet, am Modell ist der Recessus nicht zu sehen).

Bei der Betrachtung des Modells von aussen (Fig. 3) bemerkt man sofort, dass die Hirnröhre durch zwei tiefere Einschnürungen (Grenzfurchen) deutlich in drei Hauptteile, das Vorderhirn, Mittelhirn und Rautenhirn abgegrenzt ist. Die hintere Grenzfurche zwischen dem Mittelhirn und Rautenhirn, welche als Sulcus rhombo-mesencephalicus (Srm) bezeichnet ist, ist etwas schwächer als die vordere zwischen dem Vorderhirn und Mittelhirn (Smd).

In diesem Stadium zeigen sich am Vorderhirn bedeutende Veränderungen. Es wird mit der Abschnürung der Augenblasen in seiner Längsachse stark ausgezogen, so dass es zirka doppelt so lang ist, als das Mittelhirn (M) und wird durch eine Furche in zwei Teile geschieden, in einen vorderen und einen

hinteren. Der vordere Teil ist das Telencephalon (T), Endhirn, der hintere das Diencephalon (D), Zwischenhirn der anatomischen Nomenklatur. Jene Grenzfurche, welche ich Sulcus telo-diencephalicus (Std) nennen möchte, verläuft vom Dach über die Seitenwände und verschwindet hinter der Wurzel des Augenblasenstiels.

Das Telencephalon ist am grössten und kugelförmig gestaltet, grenzt sich hier gegen die Augenblasen (Au) scharf ab, indem die letzteren durch das raschere Auswachsen des zwischen ihnen gelegenen Teiles des Vorderhirns nach vorn und ventral zu liegen kommen. Die vordere Wand des Telencephalon wölbt sich über das Niveau der vorderen Flächen der Augenblasen nur schwach vor, während die dorsale Wand desselben über das Niveau der oberen Seiten der letzteren hoch hervorragt. Die Augenblase (Au) ist in ihrer Wurzel schwach abgeschnürt, nimmt eine nur wenig abgeplattete birnförmige Gestalt an und neigt sich mit ihrer Längsachse etwas rückwärts. Die Linsenanlage ist noch nicht vorhanden. Die Wand des Telencephalon zeigt in allen ihren Teilen noch keine Dickendifferenz. Man bemerkt ferner, dass die Augenblasen im Gebiet des Telencephalon liegen, da die Grenzfurche, der Sulcus telo-diencephalicus, hinter die Wurzel der Augenblasen fällt.

Das Diencephalon (D) bildet eine ungefähr kugelförmige Blase, welche sich ventral vorn etwas verlängert und ist kleiner, als das Telencephalon oder auch das Mesencephalon.

Das Mesencephalon (M) ist kugelförmig und baucht sich lateralwärts stärker aus. Vorne ist es vom Zwischenhirn durch die tiefe Furche geschieden, welche ich als Sulc. meso-diencephalicus (Smd) bezeichnen möchte, hinten vom Rautenhirn durch die ebenfalls tiefe Furche, den Sulcus rhombo-mesencephalicus (Srm), wie schon erwähnt.

Das Rhombencephalon (R) bildet eine einfache, längliche Blase und ist durch eine kurze schwache Furche, welche nur

im ventralen Teil seiner Seitenwand auftritt, in zwei Teile geteilt. Diese beiden Teile entsprechen aber dem später zu besprechenden Hinter- und Nachhirn nicht, weil jene schwache Furche hinter dem Gangl. trigemini (Gt) liegt; wenn der vordere Teil der beiden Teile dem Hinterhirn entspräche, dann müsste jene Furche vor dem Trigeminusganglion kommen. Ich halte jene Furche für den Rest der primären interneuromeren Furche. Kaudal sieht man eine in der Mitte flach vertiefte Platte, Ohrgrube (O), welche mit der konkaven Fläche dorso-lateralwärts gerichtet ist, dicht davor eine Nervenzellenmasse, das Ganglion acustico-faciale (Gacf), dahinter eine kleine Erhebung, welche der Anlage des Ganglion glosso-pharyngeum (Ggp) entspricht. Vorne, ungefähr in der Mitte zwischen dem Ganglion acustico-faciale und dem Sulcus rhombo-mesencephalicus bemerkt man eine etwas grössere Nervenzellenmasse, welche das obengenannte Trigeminusganglion (Gt) ist.

Die innere Ansicht (Fig. 4) zeigt wenig Interessantes.

Der Hohlraum des Telencephalon (T) bildet eine grosse Kugel. Er wird kaudal durch eine schmale, aber deutlich sichtbare Grenzleiste, die Eminentia telo-diencephalica (Etd), welche vom Dach an über die Seitenwand bis hinter die Mündung (Aum) des Augenstieles hinzieht, vom Zwischenhirn begrenzt. Vor der Mündung des Augenstiels nach dem Recessus opticus verläuft eine kurze Furche in transversaler Richtung, welche ich interoptische Furche (iof) nennen will, weil sie die gegenseitige Verbindung zwischen den beiden Mündungen der Augenstiele vermittelt. Der Recessus opticus ist noch immer flach.

Das Zwischenhirn (D) buchtet sich dorso-lateralwärts stärker aus und dehnt sich auch nach vorn unten aus. Die Grenzleiste zwischen dem Zwischenhirn und Mittelhirn, Eminentia meso-diencephalia (Emd) springt bedeutend stark vor.

Die Mittelhirnhöhle (M) ist kugelförmig und erweitert sich nach lateralwärts stark. Sie ist durch die hervorragende Leiste,

Eminentia rhombo-mesencephalica (Erm), von der Rautenhirnhöhle getrennt.

Das Rautenhirn umfasst eine langgestreckte Höhle, deren vorderer Teil lateralwärts mehr ausgebuchtet ist, als der hintere Teil derselben.

Das Dach des Rautenhirns beginnt in seiner Mitte sich zu verdünnen.

Embryo III. Bebrütung 46 Stunden.

Dieser Embryo ist bedeutend weiter entwickelt, als der vorige und entspricht etwa der Fig. 14 der Normentafel Keibels. Das Plattenmodell dieses Embryos ist in Fig. 5 von der Seite, in Fig. 6 von innen (durch einen Medianschnitt eröffnet) gesehen dargestellt.

Bei Betrachtung des Modells (Fig. 5) bemerkt man zunächst eine hochgradige Krümmung der Hirnröhre, die Scheitelkrümmung (Skr). Die Hirnröhre ist vor und hinter dem Mittelhirn gekrümmt, so dass die Achse des Vorderhirns zu der des Rautenhirns in einem spitzen Winkel steht und das Mittelhirn den bogenförmigen Übergang der beiden Hirnteile vermittelt. Diese drei Glieder sind durch tiefere Grenzfurchen voneinander getrennt. Vorne am Vorderhirn erscheint die Augenblase bereits als abgeplattete, birnförmige Blase, welche mit der breiten Fläche der Hirnwand parallel verläuft. Das apicale Ende derselben ist mittelst des kurzen dicken Stiels an der ventralen vorderen Seite des Vorderhirns rechtwinklig angeheftet. Der flach vertieften Lateralfläche der Augenblase gegenüber steht die Linsenanlage, die in ihrer Mitte flach ausgehöhlt, in den Umgebungen kontinuierlich ins dünne Ektoderm übergeht (in der Figur ist der noch weit offene Augenstiel abgeschnitten gezeichnet.)

Das Vorderhirn ist in seiner Längsachse noch stärker ausgezogen, als beim vorigen Embryo, und teilt sich, durch den

Sulcus telo-diencephalicus (S t d) in zwei Teile, das Telencephalon (T) und das Diencephalon (D). Die dorsale Wand des letzteren zerfällt durch eine Furche in einen vorderen grösseren und einen hinteren kleineren Teil; von diesen letzteren beiden Teilen entspricht der vordere der Pars parencephalica diencephali, kurz dem Parencephalon (P e), der hinter der Pars synencephalica diencephali, kurz dem Synencephalon (S e) Kupffers. Kupffer fand zuerst bei Amphibien den letzteren Hirnteil, den er damals Diencephalon, später Synencephalon nannte. Das Vorderhirn gliedert sich also in diesem Stadium in drei Teile, das Telencephalon, Parencephalon und Synencephalon. Solche drei hintereinander folgende Hirnglieder hat Kupffer als die sekundären Neuromeren des Vorderhirns angenommen. Ich schliesse mich dieser Ansicht an.

Das Telencephalon (T) ist am grössten und kugelförmig gestaltet. Die vordere Wand desselben wölbt sich über das Niveau der vorderen Flächen der beiderseitigen Augenstiele (A u s) stärker vor, während die dorsale Wand über das Niveau der oberen Seiten der letzteren bedeutend hoch hervorragt. Der Sulcus telo-diencephalicus (S t d), welcher das Telencephalon vom Diencephalon trennt, verläuft vom Dach über die Seitenwand und verschwindet hinter der Wurzel des Augenstiels und ist in diesem Stadium etwas tiefer und deutlicher geworden, als vorher. Der Augenstiel (A u s) liegt im ventralsten Teil der Seitenwand des Telencephalons, und steht also in keiner Beziehung zu dem Zwischenhirn.

Das Diencephalon, Zwischenhirn (D), ist etwas länger als das Endhirn und dehnt sich zugleich nach vorn unten. Der Boden desselben wölbt sich in der Medianlinie schwach vor. Das Synencephalon (S e) ist schmal, bandartig und nimmt das hinterere $^1/_6$ des ganzen Zwischenhirns ein. Die Grenzfurche (G f), welche zwischen dem Parencephalon und dem Synencephalon liegt, ist sehr schwach und verläuft vom Dach über die Seiten-

wand hin. Am ventralen Teil der Seitenwand des Diencephalon sieht man eine sagittal gestellte flache Furche, welche dem inneren Wulst entspricht, wie es später beschrieben wird.

Das Mittelhirn (M) zeigt sich als eine einfache grosse kugelförmige Blase. Es ist vorn durch den Sulcus meso-diencephalicus (Smd) vom Zwischenhirn, hinten durch den tieferen Sulcus rhombo-mesencephalicus (Srm) vom Rautenhirn scharf abgesetzt.

Das Rautenhirn (R) bildet eine langgestreckte spindelförmige Blase. Schon in diesem Stadium ist an den Seitenwänden desselben eine Anzahl von hintereinander gelegenen, parallel verlaufenden Furchen kenntlich, welche sehr schwach ausgebildet und von ungleicher Länge sind; es sind dies die Anfänge der interneuromeren Furchen. Die vorderste davon ist am deutlichsten und am längsten. Im ganzen kann man am Modell fünf Furchen (Fig. 5, 1—5) sehen; es sind diese jedoch nur am ventralen Teil der Seitenwände vorhanden. Durch diese Furchen erscheinen die Seitenwände in sechs Abschnitte (I—VI) gegliedert, welche aber in diesem Stadium noch nicht ganz deutlich sind und den sekundären Neuromeren des Rautenhirns entsprechen. Das vorderste Neuromer (das erste Rautenhirnneuromer), welches zwischen dem Sulcus rhombo-mesencephalicus und der vordersten Furche gelegen ist, ist am grössten und entspricht dem Metencephalon, Hinterhirn (Mt). Der übrige Teil des Rautenhirns, welcher fünf Neuromeren (II. bis VI. Neuromer) enthält, entspricht dem Myelencephalon, Nachhirn. Das erste Neuromer senkt sich mit seinem vorderen Teil dorsal schwach, lateral stärker ein; darum erscheint das Rautenhirn am vorderen Ende verengert. Im vorderen Teil des Rautenhirns (dem II. Neuromer entsprechend) bemerkt man einen kleinen Vorsprung, der dem Trigeminusganglion (Gt) entspricht. Im kaudalen Teil desselben sieht man ein Bläschen, die Ohrblase (O), welche der fünften (interneuromeren) Furche gegenübersteht. Sie stellt einen halbkugelförmigen Sack dar, dessen

vordere mediale Seite geschlossen, dessen hintere laterale Seite offen ist. Vor der Ohrblase (dem IV. Neuromer entsprechend) liegt das Ganglion acustico-faciale (G ac f), dicht hinter derselben das Ganglion glossopharyngeum (G gp).

Ein anschauliches Bild der Hirngestaltung giebt die innere Ansicht der Hirnwand, die Fig. 6 zeigt: Man bemerkt zuerst am ventralsten Ende der vorderen Wand des Telencephalon eine kurze Furche, die interoptische Furche (io f), welche in die zur Zeit offene grosse rundliche Mündung (A u m) des Augenstiels übergeht. Diese Furche ist die natürliche, das Telencephalon vom Boden des Zwischenhirns trennende Grenzfurche. Dorsal ist das Telencephalon vom Zwischenhirn durch eine schwache Leiste (E t d) getrennt, welche dem äusseren Sulcus telo-diencephalicus entspricht und vom Dach über die Seitenwand bis hinter die Mündung des Augenstiels verläuft. Somit ist das Telencephalon gegen das Zwischenhirn durch diese Leiste (die Eminentia telo-diencephalica [E t d]) und die interoptische Furche deutlich abgegrenzt. Es umfasst eine kugelförmige Höhle und erweitert sich nach oben und vorn. Der Recessus neuroporicus ist nicht mehr zu sehen.

In diesem Stadium, wo bei der äusserlichen Betrachtung des Telencephalon eine Bildung der Grosshirnhemisphären nicht bemerkbar ist, kann man an den Schnitten erkennen, dass sie schon sich zu differenzieren beginnen: die dorsale Wand des Telencephalon sondert sich in einen mittleren dünnen Teil (die Dachplatte) und in die zwei dicken Seitenwände. Um dies zu zeigen, habe ich 3 Querschnitte von demselben Embryo gezeichnet. Fig. 7 giebt den Querschnitt am hinteren Teil des Telencephalon wieder, welcher die Mitten beiderseitiger Augenblasen trifft. Man sieht, dass die beiderseitigen Wände (Sw) ganz symmetrisch gebaut und dicker sind, als das mittlere Dach (d) und dass sie ausserdem durch 2 Furchen (f) gegen das letztere abgegrenzt sind. Diese Differenzierung der Wände ist im mittleren Teil

des Telencephalon noch prägnanter ausgebildet, Fig. 8 zeigt den durch die Mitte der Augenstiele geführten Schnitt. Die beiden Seitenwände (Sw) sind ebenfalls dick und stark lateralwärts gewölbt, der mittlere zwischen diesen beiden Seitenwänden gelegene Teil (d) zeigt sich als eine bedeutend dünne Platte. Die Grenzfurchen sind sehr schwach (links kaum sichtbar). Im vordersten Teil des Telencephalon wird das Bild wieder etwas undeutlicher, doch kann man die Dreigliederung der dorsalen Wand desselben gut unterscheiden, ebenfalls die beiden Furchen, wie Fig. 9 zeigt, die nach einem vor den Augenstielen geführten Schnitt gezeichnet ist. Ich möchte besonders darauf aufmerksam machen, dass die mittlere Platte sich in diesem Stadium (bei allen drei Figuren) noch nicht einsenkt, sondern sich vorwölbt. Die oben genannten drei Glieder sind erste Anlage der Grosshirnhemisphären mit dem beide verbindenden Mittelstück.

Das Diencephalon ist in diesem Stadium der längste Teil des Vorderhirns in bezug auf die Hirnachse und buchtet sich dorsal und lateralwärts aus. Da das schmale Synenecphalon (Se) aussen zwischen dem Parencephalon und Mittelhirn in etwas tieferer Lage steht, so ragt es innen in die Höhle des Hirns vor. Die innere Grenzleiste (gl) zwischen dem Parencephalon und Synencephalon ist sehr schwach. Auf dem ventralen Teil der Seitenwand des Diencephalon gewahrt man einen in sagittaler Richtung verlaufenden flachen Wulst, welcher von der Medianlinie eine Strecke weit lateralwärts gelegen ist; kaudal von diesem Wulst trifft man im Gebiet des Synencephalon eine kleine, etwa rundliche Erhebung, welche von dem längeren Wulst durch eine Furche getrennt ist. Dieser Wulst und die rundliche Erhebung zusammen entsprechen dem Hypothalamus (Hth) der anatomischen Nomenklatur (dem Hypencephalon K u p f f e r s). Von dieser rundlichen Erhebung geht eine kurze Querleiste gegen die Medianlinie des Bodens hin; sie entspricht dem Tuberculum posterius K u p f f e r s (Tp). Der Boden des Zwischenhirns senkt

sich in der Mitte zwischen den beiderseitigen Hypothalami schwach ein und bildet damit den Anfang des Trichters (J).

Das Mittelhirn (M) ist innen glatt und einheitlich, wie aussen und umfasst eine grosse kugelförmige Höhle. Die Eminentia rhombo-mesencephalica (Erm) springt innen als Grenzleiste zwischen dem Mittelhirn und dem Rautenhirn stärker vor, als die Eminentia (Plica) meso-diencephalica (Emd).

Kaudalwärts von dieser Eminentia rhombo-mesencephalica verengert sich die Höhle des Rautenhirns wegen des Einsenkung des vorderen Teils des Metencephalon, so dass die Kommunikation der Rautenhirnhöhle mit der Mittelhirnhöhle hier am engsten erscheint (Isthmus von His Is); von da an erweitert sich die Höhle des Rautenhirns allmählich, um dann wieder langsam sich zu verengern und endlich ohne jegliche Grenze in die Rückenmarkshöhle überzugehen, so dass sie dadurch eine langgestreckte Spindel darstellt. Innen sind die inneren Leisten, welche den äusseren interneuromeren Furchen entsprechen, noch nicht erkennbar, ebensowenig auch die Grenze zwischen dem Metencephalon und Myelencephalon. Aber bemerkenswert ist die Dickendifferenz des Daches der beiden letzteren Hirnteile; bei dem Metencephalon ist das Dach sehr dick, während das des Myelencephalon dünn, membranös erscheint.

Embryo IV. Bebrütung 48 Stunden.

Dieser Embryo entspricht einem Stadium, welches zwischen Fig. 14 und Fig. 15 der Normentafel Keibels fällt; er ist im Vergleich mit dem vorigen nur wenig weiter entwickelt. Wesentliche Veränderungen finden sich hauptsächlich im Gebiete des Vorderhirns. Das Plattenmodell ist in Fig. 10 (von aussen) und Fig. 11 (von innen) wiedergegeben.

Die Scheitelkrümmung (Skr) hat im allgemeinen zugenommen, derart, das die Achse des Vorderhirns der des Rautenhirns etwas mehr genähert ist, als es beim vorigen Stadium der Fall ist.

Das Vorderhirn (= Telencephalon und Diencephalon) ist zugleich grösser aber etwas kürzer geworden.

Das Telencephalon (T) ist kugelförmig und wölbt sich vorne schwach, aber latero-dorsalwärts bedeutend stark vor. Der Sulcus telo-diencephalicus (Std) verläuft vom Dach an über die Seitenwand bis hinter die Wurzel des Augenstiels. Die Augenblase (Au) liegt im ventralsten Teil der Seitenwand des Telencephalon. Ihre Entwickelung bleibt fast dieselbe, wie vorher; aber der Augenstiel ist etwas stärker abgeschnürt (Aus).

Das Diencephalon ist in diesem Stadium grösser, aber kürzer geworden als beim vorigen Embryo. Sein Boden stülpt sich in der Medianlinie etwas stärker aus und bildet damit einen schwachen Vorsprung, den Anfang des Trichters (J). Die Furche, welche das Parencephalon vom Synencephalon trennt (gf), ist schwach. Das schmale bandartige Synencephalon (Se) liegt zwischen den beiden gewölbten Nachbarteilen (dem Parencephalon und Mittelhirn) in tieferer Lage, so dass hierdurch aussen eine flache Furche entsteht.

Das Mittelhirn bildet eine einfache fast kugelförmige Blase, welche dorsolateralwärts sich stark ausbaucht. Seine dorsale Wand ist ausgedehnter als sein Boden.

Das Rautenhirn zeigt sich hier auch als eine einfache spindelförmige Blase. In der Abbildung (Fig. 10) erscheint es kleiner, als beim vorigen Embryo, aber in der Wirklichkeit verhält es sich ganz anders: es ist nämlich in dorsoventraler Richtung etwas grösser geworden. Der Grund liegt darin, dass das dünne Dach des Rautenhirns durch irgend einen künstlichen Druck in dorso-ventraler Richtung abgeplattet worden ist. Die interneuromeren Furchen sind sehr schwach; infolgedessen ist die Grenze zwischen dem Metencephalon und Myelencephalon nicht deutlich. Das Dach des Rautenhirns mit Ausnahme des vorderen kleinen Teils ist im allgemeinen dünn, membranös. Der Sulcus rhombomesencephalicus (Srm) ist etwas tiefer geworden. Die Augenblase

und die 3 Ganglien (Ganglion trigemini, acusticofaciale, glossopharyngeum) zeigen im Vergleich mit dem vorigen Stadium keinen weiteren Fortschritt.

Die innere Ansicht gibt uns etwas Neues. Das Telencephalon (T) umfasst eine grosse kugelförmige Höhle. Die Grenzleiste zwischen dem Telencephalon und dem Diencephalon, die Eminentia (Plica) telo-diencephalica (Etd) ist deutlich erkennbar, verläuft vom Dach an bis hinter die Mündungsöffnung des Augenstieles hin, wo sie allmählich verschwindet. Verlängert man diese Grenzleiste in ihrer Richtung, so trifft sie gerade den Recessus opticus (Ro). Die Bildung der Grosshirnhemisphären ist äusserlich auch in diesem Stadium nicht zu sehen, weil das Telencephalon eine einfache gleichmässige Blase darstellt. Aber an den Schnitten kann man wohl erkennen, dass sie allmählich immer weiter fortschreitet. Ich gebe die Abbildungen von zwei Querschnitten von demselben Embryo. Fig. 12 zeigt einen Querschnitt im mittleren Teil des Telencephalon, welcher die hinteren Teile der Augenblasen getroffen hat. Die Höhle des Telencephalon ist einfach, die beiden Seitenwände (Sw) desselben sind dick, wölben sich lateralwärts vor, der mittlere Teil zwischen ihnen, die Dachplatte (d), ist dünner und wölbt sich schwach vor; die Grenzfurchen (f), welche die Dachplatte von den Seitenwänden trennen, sind hier nicht deutlich. In Fig. 13, welche nach dem der Gegend der Augenstiele (also etwas weiter vorn als in Fig. 12) entnommenen Schnitt gezeichnet ist, kann man die Dreigliederung noch besser sehen. Die Dachplatte (d) wölbt sich auch schwach vor und ist bedeutend dünner als die Seitenwände (Sw), welche lateralwärts noch mehr ausgebaucht sind. Die Grenzfurchen (f) sind deutlicher zu sehen. Vergleicht man nun dies mit dem vorigen Stadium, so kommt man zu der Erkenntnis, dass die paarigen dicken Seitenwände sich lateralwärts stärker ausgestülpt haben, während die unpaarige dünnere Dachplatte (d) ihre Vorwölbung ein wenig eingebüsst hat.

Die Höhle des Zwischenhirns erweitert sich dorso-lateralwärts und verengert sich aber nach vorn unten; sie ist im allgemeinen ungefähr kegelförmig. Das schmale Synencephalon (Se) ragt im hinteren Teil der Zwischenhirnhöhle der äusseren Einsenkung entsprechend hervor. Die Grenzleiste (gl) zwischen dem Parencephalon und dem Synencephalon ist hier auch schwach. Am ventralen Teil des Diencephalon befinden sich zwei Wülste, welche durch eine Furche voneinander geschieden sind. Der vordere längere Wulst verläuft in sagittaler Richtung und verschwindet unter der Mündung des Augenstieles. Der hintere mehr rundliche Wulst liegt am Gebiet des Synencephalon in einer Fortsetzung des vorderen Wulstes. Diese zwei Wülste entsprechen dem Hypothalamus (Hth), wie bei Beschreibung des vorigen Embryo schon bemerkt wurde. Zwischen den beiderseitigen Wülsten senkt sich der Boden des Parencephalon sanft ein und bildet eine seichte Bucht, welche die Anlage des Infundibulum (J) ist. Der Chiasmawulst ist noch nicht vorhanden.

Die Höhle des Mittelhirns ist kugelförmig und innen glatt. Die Eminentia (Plica) rhombo-mesencephalica springt zwischen den Höhlen des Mittel- und Rautenhirns vor.

Die Höhle des Rautenhirns ist spindelförmig. An der Innenfläche der Höhlenwand sind Furchen oder Leisten kaum zu sehen. Da der vorderste Teil des Rautenhirns von der lateralen und der dorsalen Seite gegen die Höhle sich einsenkt, ist die letztere hier stark verengert und bildet den Isthmus (Js) von His. Kaudalwärts von diesem Isthmus erweitert sich die Höhle lateralwärts und geht dann allmählich in die engere Rückenmarkshöhle über.

Embryo V. 74 Stunden Bebrütung.

Dieser Embryo zeigt bedeutend weitere Fortschritte gegenüber dem vorigen Stadium; er entspricht der Fig. 18 der Normen-

tafel Keibels. Die Abbildungen des Modells sind in Fig. 14 und Fig. 15 wiedergegeben.

Die Scheitelkrümmung (vordere und auch hintere) ist etwas weiter entwickelt. Die Nackenkrümmung wird in diesem Stadium deutlich erkennbar (in der Abbildung nicht deutlich, weil das Rückenmark weggenommen ist), wobei der Übergang vom Nachhirn zum Rückenmark eine Bogenform zeigt, die im vorigen Stadium nur schwach angedeutet war.

Die Augenblase ist in den birnförmigen Augenbecher umgewandelt, in diesen sieht man die Linsenblase eingesenkt und zwar derart, dass die letztere um die Hälfte über den Rand des Augenbechers hinausragt. Die Linsenblase bildet einen fast geschlossenen Sack, welcher nur an einer kleinen Stelle unterbrochen ist, wo er ins dünnere peripherische Ektoderm übergeht. Bei der Betrachtung des Modells von aussen (Fig. 14) fällt zunächst die eigenartige Formveränderung des Endhirns und des Mittelhirns auf. Das Telencephalon (T) ist nicht mehr kugelförmig, sondern es hat neben der gleichzeitig erfolgten dorso-lateralen Erweiterung erheblich an Höhe gewonnen. Es springt über das Niveau des Parencephalon stark vor, wie in Fig. 14 zu sehen ist; es fällt dies durch die tiefere Einsenkung der Grenzfurche (Std) zwischen dem Telencephalon und dem Diencephalon besonders deutlich ins Auge. Diese Grenzfurche, der Sulcus telo-diencephalicus, verläuft vom Dach an schief nach vorn unten bis hinter die Wurzel des Augenstiels. Bei der Betrachtung des Telencephalon von der dorsalen Seite kann man äusserlich deutlich drei Glieder unterscheiden, einen mittleren flachen Teil (Dachplatte) und zwei gewölbte Seitenteile. Der erstere wird durch Knickungen gegen die beiden Seitenteile abgegrenzt. Die Dachplatte, welche vorher vorgewölbt war, ist also flach und eben geworden. Die Dreigliederung des Endhirns ist an den Schnitten noch klarer ersichtlich. Ich will aber weiterhin auf die Zeichnung der Schnitte verzichten, weil die

Dreigliederung oder die Hemisphärenbildung von diesem Stadium an bei den Modellen äusserlich immer deutlicher verfolgbar ist. Dicht hinter der Augenstielwurzel sieht man ferner eine kleine flache Erhabenheit, welche der inneren Vertiefung entpricht (in der Figur durch die Augenblase verdeckt).

Das Diencephalon hat an Höhe zugenommen wie auch an Breite. Seine dorso-laterale Wand ist stark aufgetrieben. Sein Boden ist in diesem Stadium vorn ventralwärts stark ausgewachsen und bildet einen konischen Vorsprung (J). Dieser Vorsprung stellt das Infundibulum dar. Die Furche (Gb), welche das Parencephalon vom Synencephalon trennt, bleibt noch schwach. Das bandartige Synencephalon (Se), welches sich zwischen dem gewölbten Parencephalon (Pe) und dem Mittelhirn (M) vorher in tieferer Lage befand, ist in diesem Stadium mehr nach der Oberfläche gerückt. In dem hinteren Gebiet des Synencephalon (an der Grenze gegen das Mittelhirn) habe ich bei der Untersuchung der Schnitte einen weissen Belag gesehen, welcher der Commissura post. entspricht. Diese Kommissur giebt die Grenze zwischen dem Mittel- und Zwischenhirn an.

Das Mittelhirn ist in diesem Stadium in seiner Längsachse bedeutend ausgewachsen, während sein Querdurchmesser dem dorso-ventralen Durchmesser fast gleich kommt. Seine dorsale Wand ist im Vergleich mit der ventralen Wand auffällig ausgedehnt. Damit hat sich das Mittelhirn von einer kugelförmigen Blase in eine ellipsoidale umgewandelt. Sein Querschnitt ist ungefähr rundlich. Auf dem Boden des Mittelhirns verläuft eine flache Furche (f) in sagittaler Richtung, welche jedoch innen keinem Wulst entspricht. Dorsalwärts dicht an dieser Furche sieht man eine kleine längliche Erhebung (No), die den Sitz des Okulomotoriuskernes darstellt, von welchem ich an den Schnitten einige feine Nervenfasern ausgehen sah (in der Figur nicht dargestellt). Der Boden des Mittelhirns baucht sich auf

seiner Medianlinie ventralwärts aus. Der Sulcus rhombo-mesencephalicus (S r m) ist tiefer und schärfer ausgeprägt als vorher.

Das Rautenhirn ist grösser, aber etwas kürzer geworden, bildet jedoch den längsten Teil der Hirnteile. Das dünne Dach desselben erscheint in diesem Modell durch die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit geschrumpft und stark eingedrückt. An den beiden Seitenwänden des Rautenhirns ist eben erst eine deutliche Segmentierung aufgetreten. Man sieht dort sechs paarige, fast gleich lange, miteinander parallel verlaufende Furchen (1—6), wodurch die Seitenwände in sechs paarige, regelmässig aufeinander folgende Abschnitte (I—VI) gegliedert erscheinen. Es sind dies die Neuromeren des Rautenhirns, welche schon in den vorigen Stadien bemerkt wurden. Die interneuromeren Furchen stehen senkrecht zu der Längsachse des Hirns, gelangen dorsal bis in die Nähe der Übergangslinie der Seitenwand in die dünne Dachplatte und verschwinden ventral gegen die Medianlinie des Bodens; nur die erste Furche bildet eine Ausnahme, indem sie kürzer ist und auf der ventralen Hälfte der Seitenwand vorkommt. Was die Tiefe der einzelnen Furchen anbetrifft, so ist die erste Furche flacher und seichter als die anderen, welche alle schärfer und tiefer hervortreten. Das erste Neuromer liegt zwischen der ersten Furche und dem Sulcus rhombo-mesencephalicus und ist das grösste unter allen Neuromeren. Es entspricht dem Metencephalon (Mt), wie schon erwähnt, und wird manchmal als das Kleinhirnneuromer bezeichnet, weil aus dem vorderen verdickten Teil des Daches das Kleinhirn hervorgeht. Die fünf anderen Neuromeren (II—VI) sind bedeutend kleiner als das erste und untereinander fast gleich gross (genau betrachtet: das III., V. und VI. sind einander gleich gross, das II. ist etwas grösser und das IV. ist kleiner). Der Mitte des II. Neuromer ist eine Zellgruppe aufgelagert, welche das Trigeminusganglion bildet. Im Gebiet des IV. Neuromer, wenig dorsalwärts, sieht man wieder eine gekrümmte

Nervenzellenmasse (Gacf), das Ganglion acustico-faciale. Diese Zellenmasse geht andererseits auf die antero-ventrale Wand der Ohrblase über, welche in diesem Stadium eine geschlossene, in dorso-ventraler Richtung ausgezogene Blase bildet und der fünften interneuromeren Furche gegenübersteht. Auch aus dem VI. Neuromer, mehr dorsalwärts, geht eine kleine kurze Nervenzellenmasse hervor, welche dem Ganglion glosso-pharyngeum entspricht (in der Abbildung weggenommen). An den anderen Neuromeren konnte ich keine besonderen Bildungen sehen, welche mit ihnen im Zusammenhang stehen. Die oben genannten fünf letzten Neuromeren und der darauf folgende Teil des Rautenhirns zusammen entsprechen dem Nachhirn, Myelencephalon der anatomischen Nomenklatur. Die Verdünnung des Rautenhirndaches schreitet immer weiter fort; sie dehnt sich nicht nur auf das ganze Dach des Nachhirns, sondern auch auf den hinteren Teil des Hinterhirns aus; während die Seitenwände, der Boden des Rautenhirns und der vordere Teil des Daches des Hinterhirns sich verdicken.

Die innere Ansicht des Modells, in Fig. 15 dargestellt, vervollständigt das Bild der Hirngestaltungen dieses Embryos.

Die Innenwand des Telencephalon (T) wird kaudal durch die Eminentia (Plica) telo-diencephalica, ventral durch zwei Furchen abgegrenzt. Die erstere (Etd) ist in diesem Stadium stärker und deutlicher geworden und verläuft vom Dach an über die Seitenwand nach vorn unten. Von den zwei Furchen liegt die eine (f.) hinter der Mündung des Augenstiels, bildet eine breite Vertiefung, welche der äusseren Erhabenheit entspricht, und verläuft nach dem Ende der Eminentia telo-diencephalica; die andere liegt vor der Mündung des Augenstiels und zieht in transversaler Richtung nach der Medianlinie hin: es ist nämlich die interoptische Furche (iof), welche in diesem Stadium deutlicher geworden ist. Dorsalwärts von der interoptischen Furche sieht man eine quere Verdickung (Ttr) der vorderen

Wand des Telencephalon, welche sowohl nach aussen, als auch nach innen hervortritt. Diese Verdickung entspricht dem Torus transversus (Kupffer), die Stelle, wo die Commissura ant. sich entwickelt. Die Höhle des Telencephalon erweitert sich dorsolateralwärts sehr stark.

Die Innenwand des Zwischenhirns grenzt sich vorne durch die stärkere Plica telo-diencephalica (Etd.) gegen das Telencephalon, hinten durch die schwächere Eminentia (Plica) mesodiencephalica (Emd) gegen das Mittelhirn ab. Die Grenzleiste (gl) zwischen dem Parencephalon und Synencephalon ist auch hier sehr schwach. Der Boden des Diencephalon stülpt sich vorn ventralwärts aus und bildet eine tiefere Bucht, das Infundibulum (I). Vorne, zwischen dem Infundibulum und der interoptischen Furche sieht man einen Wulst, der bis zur Medianlinie reicht; es ist dies der Chiasmawulst (Cw), welcher dem Hypothalamus und zwar der Pars optica hypothalami der anatomischen Nomenklatur entspricht. An den dem Modell gehörigen Schnitten kann man auf der äusseren Seite des Wulstes einen weissen Belag sehen, welcher die Fasern der Sehnerven darstellt. Durch die beiderseitigen Chiasmawülste wird vorne der weite Eingang des Infundibulum verengert. Kaudalwärts von diesem Wulst befindet sich wieder ein flacher Wulst, welcher im ventralen Gebiet der Innenwand des Parencephalon in dorso-ventraler Richtung liegt und durch eine flache Furche vom Chiasmawulst getrennt ist. Hinter diesem folgt noch ein kleiner rundlicher Wulst, welcher im ventralen Teil des Synencephalon gelegen ist und von jenem grösseren Wulst durch eine schwache Furche getrennt ist. Die zwei genannten Wülste zusammen (Pm) entsprechen dem Hypothalamus, und zwar der Pars mammillaris hypothalami der anatomischen Nomenklatur.

Das Mittelhirn umfasst eine in seiner Längsachse ausgezogene elliptische Höhle. Seine Innenwand ist glatt und eben. Sein Boden ist im Bereich der vorderen Hälfte im allgemeinen etwas dicker, als in dem der hinteren.

Das Rautenhirn besitzt eine einfache langgestreckte Höhle, und ist von der Mittelhirnhöhle durch das Vorspringen der Eminentia (Plica) rhombo-mesencephalica (Erm) scharf abgesetzt. Auf der inneren Seitenwand ist das Neuromerensystem ebenfalls scharf und schön ausgeprägt. Die Grenzen der einzelnen Neuromeren erscheinen innen als vorspringende Leisten, denen aussen die Furchen entsprechen. Es sind sechs Paare von Neuromeren (I—VI) und interneuromeren Leisten (1—6) vorhanden. Jedes Neuromer ist innen konkav, aussen konvex; die konkaven Innenflächen entsprechen also den konvexen Aussenflächen der Neuromeren. Die erste interneuromere Leiste (1) ist schwach ausgebildet, wie die erste äussere Furche und nur im unteren Teil der Seitenwand wahrzunehmen, während fünf andere Leisten (2—6) scharf auftreten. Kaudalwärts von der sechsten Leiste folgt noch eine aussen konvexe, innen konkave Wandfläche, welche keine kaudale Grenzfurche oder Leiste besitzt und allmählich in die Wand des Rückenmarks übergeht.

Embryo VI. Bebrütung 74 Stunden.

Dieser Embryo, der gleichzeitig mit dem vorigen aus dem Brutofen genommen wurde, ist bedeutend weiter entwickelt, als der vorige; er entspricht der Fig. 20 der Normentafel Keibels. Vom Plattenmodell sind drei Ansichten wiedergegeben, Fig. 16 zeigt es von der Seite, Fig. 17 von innen und Fig. 18 von der dorsalen Seite des Vorder- und Mittelhirns.

Die Scheitelkrümmung hat noch mehr zugenommen, wie Fig. 16 es zeigt; das Mittelhirn ragt auf dem Knickungswinkel zwischen dem Vorderhirn und dem Rautenhirn hoch hervor. Die vorher bogenförmige Nackenkrümmung bildet einen abgerundeten fast rechten Winkel. In diesem Stadium sind die Hirnkrümmungen beim Hühnerembryo am stärksten.

Der Augenbecher stellt eine von beiden Seiten abgeplattete Kugel dar, welche in ihrer lateralen Seite eine linsenförmige

Augenlinse beherbergt. Die Augenspalte (Becherspalte), welche noch eine kurze Strecke weit sich in den Augenstiel fortsetzt, ist deutlich zu sehen. Der Augenstiel ist dünn und kurz, seine vordere Wand geht in transversaler Richtung in die vordere Wand des Telencephalon an seinem ventralsten Teile allmählich über, welcher der interoptischen Furche entsprechend einen querverlaufendenden Wulst (To) (Augenstielwulst, Torus opticus, Froriep) bildet (in der Figur sind der Augenbecher und der grösste Teil des Augenstiels weggenommen).

Bei der Besichtigung des Modells von aussen (Fig. 16) kann man leicht erkennen, dass, obwohl auch die anderen Hirnteile sich weiter entwickelt haben, die stärksten Veränderungen jedoch im Gebiet des Endhirns und Zwischenhirns vor sich gegangen sind.

Das Telencephalon (T) und zwar die dorsale Wand desselben hat sich in diesem Stadium vollständig in drei Glieder gesondert: in die zwei Hemisphären und in einen mittleren schmalen Teil. Den letzteren zwischen den beiden Hemisphären gelegenen Teil habe ich in drei Partien geteilt. Die hintere Partie liegt zwischen ihnen in tieferer Lage, die mittlere und die vordere Partie befinden sich in geringerer Tiefe, so dass vorne die beiderseitigen Hemisphären mittelst einer flachen Vertiefung ineinander übergehen. Die Hemisphäre (Hm) ist fast kugelförmig, ragt kaudal über das Niveau des Zwischenhirndaches hoch hervor, kranial-ventralwärts geht sie aber allmählich in die vordere Wand des Telencephalon über. Die Grenzfurche zwischen dem Telencephalon und dem Diencephalon, der Sulcus telo-diencephalicus (Std) verläuft vom Dach an hinter die Wölbung (W) der Augenstielwurzel.

Das Diencephalon zeigt jetzt eine mächtige Ausbildung, es hat sich in seiner Längsachse bedeutend vergrössert und zugleich dorsalwärts höher vorgewölbt. Die Furche (gf), welche das Diencephalou in das Parencephalon und Synencephalon teilt,

bleibt hier auch schwach. In der Mitte des Daches des Parencephalon (Pe) ist die Epiphyse (E) zum Vorschein gekommen. Sie stellt eine kleine mit breitem Stiel dem Parencephalon aufsitzende Erhabenheit dar. Das Dach des Parencephalon erhebt sich von vorn und von hinten gegen die Epiphyse empor. Der Bodenteil desselben, welcher das Infundibulum bildet, ist ventral-kaudalwärts stark ausgewachsen und zugleich stumpfer geworden. Die ganze Seitenwand des Zwischenhirns nimmt eine tiefere Lage zwischen den stark hervorragenden Nachbarorganen (der Hemisphäre und dem Mittelhirn) ein.

Bei der Dorsalansicht des Vorderhirns (Fig. 18) kann man die Ausdehnung und die gegenseitige Lage der neugebildeten Epiphyse, Hemisphäre und der verschmälerten Dachplatte noch klarer erkennen. Vorne beiderseits sieht man die kugelförmigen Hemisphären (Hm) und die dazwischen gelegene etwas tiefer stehende Dachplatte (D), welche noch breiter ist, als die im nächsten Stadium. Diese drei Glieder sind hinten durch eine tiefe Furche (den Sulcus telo-diencephalicus) vom Parencephalon scharf abgesetzt. Das Parencephalon (Pe.) zeigt sich als eine langgestreckte gewölbte Fläche. In der Mitte desselben steht die Epiphyse (E). Kaudalwärts zwischen dem gewölbten Parencephalon und Mesencephalon ist ein schwacher Abschnitt in etwas tieferer Stellung wahrzunehmen; es ist dies das Synencephalon (Se).

Das Mittelhirn (Fig. 16 M.) springt in diesem Stadium durch die gesteigerten Einschnürungen der vorderen und hinteren Grenzfurchen auffallend ins Auge; es hat sich in allen Seiten gleichmässig vergrössert, derart, dass seine Gestalt fast die gleiche geblieben ist, wie im vorigen Stadium: es hat nämlich seine elliptische Form beibehalten. Am Boden des Mittelhirns sieht man eine flache längliche Erhebung, welche medialwärts eine Furche begleitet; in der vorderen Partie dieser Erhebung (in der Figur nicht sichtbar) tritt ein starker Nerv heraus, es ist dies der N.

oculomotorius (om). Der Mittelhirnboden wölbt sich in der Medianlinie zwischen den beiderseitigen Furchen ventralwärts vor. Der Sulcus rhombo-mesencephalicus (Srm) ist bedeutend tiefer geworden und bildet zwischen dem Mittelhirn- und Rautenhirndach eine nach unten gerichtete ziemlich breite Spalte.

Das Rautenhirn (Fig. 16) ist immer noch der längste Teil der Hirnabschnitte und bildet eine einfache Blase. Der vordere Teil desselben, das Metencephalon (Mt) ist mächtig gewachsen, wie der hintere Teil, das Myelencephalon (Ml). Der dicke kraniale Teil des Hinterhirndaches beginnt sich unter das Mittelhirn hineinzuschieben, was mit dem starken Wachstum des Hinterhirns zusammenhängt. Das ganze Dach des Myelencephalon und der hintere Teil des Daches des Metencephalon ist hier auch dünn, membranös; in diesem Modell erscheint es infolge der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit stark geschrumpft und unregelmässig eingezogen. Die sechs paarigen Neuromeren und interneuromeren Furchen an den Seitenwänden des Rautenhirns sind auch in diesem Stadium deutlich zu sehen. Die interneuromeren Furchen (1—6) sind im allgemeinen schwächer als beim vorigen Embryo; besonders die erste und sechste sind sehr schwach, während die anderen (2.—5. Furche) deutlich in Erscheinung treten. Der fünften interneuromeren Furche gegenüber liegt die Ohrblase (O), von welcher diese Furche in der Abbildung völlig verdeckt ist. Die Ohrblase zeigt sich jetzt als eine grosse birnförmig erweiterte Blase, deren Spitze dorsalwärts gerichtet ist. Von den Neuromeren ist das erste, das Metencephalon (Mt), am grössten und mächtig entfaltet, während die anderen (II.—VI. Neuromer) viel kleiner und untereinander ungefähr gleich an Grösse sind. Der langgestreckte, kaudal von der zweiten Furche liegende Teil des Rautenhirns ist das Myelencephalon (Ml), wie schon vorher gesagt wurde. Man sieht auch in diesem Modell, dass aus dem II Neuromer das Trigeminusganglion (Gt) und aus dem IV. das Ganglion acustico-faciale (Gacf) hervorgeht.

Innen zeigt das Modell ein etwas komplizierteres Relief, wie man in Fig. 17 sieht.

Das Telencephalon, welches innen kaudal durch eine stark hervorragende Grenzleiste, die Eminentia (Plica) telo-diencephalica (Etd), ventral durch die interoptische Furche (iof) und die von der Mündung des Augenstiels nach der Eminentia telo-diencephalica hinziehende Vertiefung begrenzt ist, zeigt dorsalwärts eine grosse kugelförmige Aushöhlung, die Hemisphäre (Hm.). Die Wand des Telencephalon verdickt sich zwischen dem ventralen Begrenzungsrand und der Mündung des Augenstiels. Diese verdickte Partie des Telencephalon entspricht der Anlage des Corpus striatum (Cst), welche vorne in einen dorsal von der interoptischen Furche gelegenen Wulst übergeht. Dieser Wulst ist der Torus transversus (Ttr), der sich in diesem Stadium schon weiter entwickelt hat und auf dem Medianschnitt als eine dorsal von Recessus opticus zu sehende Verdickung der Wand erscheint. Die interoptische Furche (iof) ist in diesem Stadium tiefer und deutlicher und die Mündung des Augenstiels kleiner geworden, wie man in Fig. 17 sieht.

Die Innenwand des Diencephalon stellt eine ausgedehnte tiefe tellerartige Grube dar. Vorne am Dach desselben sieht man ein kleines Loch, welches in die Höhle der Epiphyse führt. Der vordere grosse Teil des Bodens des Diencephalon buchtet sich ventral rückwärts in einen weiten Sack aus, das Infundibulum (J). Die Bodenfläche zeigt am hintersten Ende desselben eine kleine Ausbuchtung (Rm), die dem Recessus mammillaris His (Sac. dorsalis Kupffers) entspricht.

Hinter diesem Recessus richtet sich die hintere Wand des Infundibulum steil auf. Vorne zwischen dem Infundibulum und der interoptischen Furche bildet die Bodenwand einen dicken quergestellten Wulst, den Chiasmawulst (Cw), der in diesem Stadium mächtig ausgebildet ist. Vorne, dicht unter dem Chiasmawulst bildet das Infundibulum eine flache Ausstülpung (Ri),

welche dem Recessus infundibuli s. basilaris His' (Sinus postopticus Kupffers) entspricht. Auf der inneren Seitenwand des Zwischenhirns sind jetzt vier Wülste erkennbar, zwei dorsale und zwei ventrale. Von den dorsalen Wülsten (Th) ist der vordere grösser und breiter als der hintere. Dieser vordere dorsale Wulst ist vorne durch die von der Mündung des Augenstiels nach der Plica telo-diencephalica hinziehende Vertiefung (f) vom Gebiet des Telencephalon und kaudal durch eine flache Furche von dem hinteren Wulst begrenzt. Der hintere dorsale Wulst ist schmal und lang. Diese beiden Wülste verlaufen in dorso-ventraler Richtung und entsprechen dem Thalamus der anatomischen Nomenklatur. Von den ventralen Wülsten (Pm) ist der vordere grösser, breiter, als der hintere und fast gleich gross wie der vordere dorsale Wulst. Dieser vordere ventrale Wulst ist vorne durch eine Furche vom Chiasmawulst und auch vom vorderen dorsalen Wulst getrennt; ventral verschwindet er gegen den Boden des hinteren Teiles des Diencephalon, während die Erhebung des Tuberculum post. mit ihm allmählich verschmilzt. Der hintere ventrale Wulst ist kleiner und liegt im ventralen Teil des Synencephalon; er geht vorne teilweise in den vorderen ventralen Wulst über, während er medialwärts durch eine Vertiefung am Boden begrenzt ist. Diese zwei ventralen Wülste (Pm) entsprechen dem Hypothalamus und zwar der Pars mammillaris hypothalami der anatomischen Nomenklatur.

Das Mittelhirn zeigt innen eine grosse tiefe eiförmige Aushöhlung. Die Höhle bildet kaudalwärts wegen des starken Eindringens der Eminentia rhombo-mesencephalica einen Blindsack oder Recessus. Unmittelbar vor der Eminentia (Plica) rhombo-mesencephalica sieht man auf dem Boden eine in ventrodorsaler Richtung verlaufende Furche (f), die als die Grenzfurche zwischen dem Mittelhirn und dem Rautenhirn anzusehen und der „hinteren Mittelhirngrenze“ Burckhardts (= dem Sulcus

intraencephalicus post. Kupffers) entspricht. Der Boden ist im Vergleich mit der ausgedehnten dorsalen Wand sehr klein; er wölbt sich in die Höhle vor und ist im allgemeinen dick geworden. Er bildet so den Haubenwulst (Hb) der anatomischen Nomenklatur. Am vorderen etwas lateralen Teil dieses verdickten Bodens kann man an den Schnitten einen ovalen Oculomotoriuskern sehen; von diesem geht aussen der N. oculomotorius hervor, wie schon erwähnt wurde.

Im Rautenhirn zeigen sich innen keine besonderen neuen Veränderungen. Die interneuromeren Leisten (1—6) sind noch sehr deutlich und scharf ausgebildet. Nur die erste und sechste Leiste sind etwas kürzer und schwächer als die anderen und kommen nur an der Seitenwand zum Vorschein. Die Höhle des Rautenhirns hat sich dorsalwärts stark ausgebaucht, während der dicke Boden mehr flach bleibt.

Embryo VII. Bebrütung 94 Stunden.

Dieser Embryo weist einen beträchtlichen Fortschritt in der Entwickelung des Hirns auf und entspricht der Fig. 24 der Normentafel Keibels. Das Plattenmodell wird in drei Ansichten wiedergegeben, von aussen (Fig. 19), von innen (Fig. 20) und von der Dorsalseite des Vorder- und Mittelhirns (Fig. 21) gesehen.

Die Scheitelkrümmung hat in diesem Stadium etwas abgenommen, derart, dass der Winkel, den die Längsachse des Vorderhirns mit der des Rautenhirns bildete, stumpfer geworden ist als im vorigen Stadium. Die Nackenkrümmung, die vorher einen fast rechten Winkel bildete, ist nur wenig stumpfer geworden. Die Brückenkrümmung zeigt sich erst in schwacher Andeutung (in der Abbildung kaum sichtbar).

Der Augenbecher hat sich mächtig entwickelt, der Augenstiel ist kleiner, dünner geworden; seine Höhle hat sich noch

als ein feiner Kanal erhalten. Die Augenspalte (Becherspalte) persistiert noch durch den ganzen Rand des Bechers hindurch, ist aber in dem Gebiet des Augenstiels nicht mehr zu sehen (in der Abbildung ist das Auge bis auf den Stiel entfernt worden).

Bei der äusseren Betrachtung des Modells (Fig. 19) fällt sofort eine Viergliederung des Hirns auf, wie in den vorigen Stadien; es sind dies das Telencephalon (Endhirn), Diencephalon (Zwischenhirn), Mesencephalon (Mittelhirn) und Rhombencephalon (Rautenhirn); diese Glieder sind durch tiefere Grenzfurchen voneinander scharf abgegrenzt.

Die Dreigliederung der dorsalen Wand des Telencephalon ist in diesem Stadium bedeutend weiter entwickelt, während die mittlere unpaare Dachplatte im Wachstum gegenüber den paarigen Hemisphären zurückgeblieben ist. Die Hemisphäre (Hm) ist nach allen Seiten mächtig ausgewachsen, besonders nach der lateralen und der kaudalen Seite, so dass sie mit ihrer freien gewölbten Fläche den vorderen Teil des Parencephalon überragt; sie bildet somit beiderseits eine über das Niveau des Zwischenhirns hoch hervortretende grosse kugelförmige Blase. Die mittlere Dachplatte des Telencephalon steht in tiefer Lage zwischen beiden gewölbten Hemisphären, welche kaudalwärts divergieren. Durch diese Divergenz beider Hemisphären kommt die hintere Partie der Dachplatte in Form eines dreieckigen Feldes zum Vorschein, dessen Basis gegen die zwischen dem Telencephalon und Diencephalon tief und deutlich ausgeprägte Grenzfurche, den Sulcus telo-diencephalicus (Std), gerichtet ist. Der Boden dieser dreieckigen hinteren Partie ist aber nicht eben, sondern erhebt sich in seiner Mitte zeltartig. Die mittlere Partie der Dachplatte ist auf einen schmalen Streifen reduziert; die vordere Partie geht, etwas nach der Oberfläche gerückt, in die vorderen Wände der beiden Hemisphären und der Lamina terminalis (Lt) über, derart, dass der Übergang der beiderseitigen Hemisphären

vorne durch die Vermittelung einer nur seichten flachen Vertiefung geschieht.

Dicht unterhalb der vorderen Wand der Hemisphären wölbt sich die Vorderwand des Telencephalon in transversaler Richtung sehr schwach vor; diese Wölbung entspricht dem Torus transversus, welcher innen einen starken Wulst bildet. Ventralwärts dieser Vorwölbung bemerkt man eine quergestellte Erhebung (Torus opticus), welche innen der interoptischen Furche entspricht. Diese äussere Erhebung ist in diesem Stadium sehr deutlich sichtbar und ist durch eine breite ziemlich tiefe Furche vom Torus transversus abgesetzt. Dicht kaudalwärts von der Anhaftungsstelle des Augenstiels an der Wand des Telencephalon befindet sich eine grosse stumpfe Erhabenheit, welche innen einer hinter der Mündung des Augenstiels gelegenen Vertiefung entspricht.

Wenn auch das Diencephalon auf allen Seiten gleichmässig ausgewachsen ist, so steht es doch zwischen den Nachbarorganen (den Hemisphären und dem Mittelhirn) in sehr tiefer Lage, weil die letzteren im Vergleich mit dem Diencephalon eine enorm raschere und mächtigere Entwickelung erfahren haben.

Die vordere Grenzfurche des Zwischenhirns, der Sulcus telo-diencephalicus (Std), ist scharf und tief, ebenso die hintere, der Sulcus meso-diencephalicus (Smd). Auch die Furche (gf), welche das Diencephalon in zwei Abschnitte, das Parencephalon und Synencephalon teilt,' ist hier deutlich zu sehen; sie verläuft von der Medianlinie des Daches über die Seitenwand hin. Das Parencephalon (Pe) wölbt sich besonders dorsalwärts vor. Von der Kuppe dieser Wölbung geht die gestielte Epiphyse (E) aus, welche einen nach vorn geneigten Schlauch bildet, derart, dass die hintere Wand des Schlauches viel länger erscheint, als die vordere. Die Lage der Epiphyse ist gegen das 6. Stadium etwas kaudalwärts verschoben, sie liegt jetzt im hinteren Drittel der Medianlinie des Parencephalon, während sie vorher in der

Mitte desselben stand, was mit einem stärkeren Wachstum der vor der Epiphyse liegenden Dachwand zusammenhängt. Das Synencephalon (Se) ist aussen konvex gewölbt und nimmt das hintere Viertel des ganzen Zwischenhirndaches ein. Der vordere Teil des Bodens des Diencephalon springt ventralwärts stark vor, während der hintere Teil desselben daran nicht beteiligt ist; es ist das Infundibulum (I), welches hinten frei hervortritt, vorne durch eine flache breite Furche vom Augenstielwulst (To) getrennt wird. Diese breite Furche entspricht innen dem dicken Chiasmawulst.

Bei der dorsalen Ansicht des Vorderhirns (Fig. 21) kann man die Lage- und Entwickelungsverhältnisse zwischen den Hemisphären, dem Zwischenhirn und dem Mittelhirn etc. besser verstehen. Zunächst sieht man vorne zwei grosse kugelförmige Hemisphären (Hm), welche mit ihren hinteren gewölbten Flächen den vorderen Teil des Zwischenhirns überragen. Zwischen diesen beiden Hemisphären ist eine schmale dreieckige Platte (d) gelegen, welche die hintere Partie der Dachplatte darstellt. Sie ist in der Mitte zeltartig aufgetrieben. Verglichen mit dem vorigen Modell, bemerkt man, wie weit die Dachplatte in diesem Stadium reduziert ist. Hinter der Dachplatte sieht man eine Furche, den Sulcus telo-diencephalicus (Std), welche an den lateralen Seiten von den beiden Hemisphären verdeckt ist. Das Zwischenhirn (D) befindet sich zwischen den Hemisphären und dem Mittelhirn in tieferer Lage. Die Epiphyse (E) liegt mit dem nach vorn geneigten Schlauch im hinteren Drittel des Parencephalon (Pe). Kaudalwärts von der Epiphyse ist eine Furche (gf) zu sehen, welche das Parencephalon von dem hinteren Synencephalon (Se) trennt.

Das Mittelhirn (Fig. 19) bildet in diesem Stadium eine enorm grosse kurz ellipsoidale Blase. Es hat sich nicht nur lateral- und dorsalwärts mächtig entwickelt, sondern auch kaudalwärts, so dass es fast die Hälfte des Daches des Metencephalon

überragt. Gegenüber der starken dorsalen Entwickelung des Mittelhirns tritt der Boden desselben an Grösse zurück. Am Boden findet man vorn oder hinten keine äussere Grenzfurche. In der Mitte des Mittelhirnbodens, eine Strecke weit lateralwärts entfernt von der Medianlinie, tritt, wie oben erwähnt, der starke N. oculomotorius (Om) hervor (in der Abbildung ist er kurz abgeschnitten gezeichnet).

Das Rautenhirn (R) hat sich in diesem Stadium besonders dorsal- und lateralwärts erweitert und zugleich verkürzt; es stellt eine langgestreckte dicke spindelförmige Blase dar. Der Sulcus rhombo-mesencephalicus ist dorsal sehr tief und scharf und läuft vom Dach schief nach vorn ventralwärts. Am Boden ist keine Grenzfurche zwischen dem Rautenhirn und dem Mittelhirn vorhanden, wie schon oben bemerkt. Der vordere Teil des Rautenhirns, welcher dem Metencephalon (Mt) entspricht, verengert sich gegen den Sulcus rhombo-mesencephalicus sehr stark und schiebt sich unter das Mittelhirn vor. Das Dach des Rautenhirns mit Ausnahme des vorderen Teils des Metencephalon ist auch hier dünn und membranös und erscheint in diesem Modell infolge der Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit nur wenig geschrumpft. Die Seitenwand des Rautenhirns ist gewölbt und glatt; keine interneuromeren Furchen sind in diesem Stadium zu sehen. Der äusseren Formbeschaffenheit nach kann man also zwei Glieder des Rautenhirns (das Metencephalon und Myelencephalon) nicht unterscheiden. An der Seitenwand sieht man drei grosse Ganglien, von denen das vorderste, das Ganglion trigemini (Gt) von einem dem II. inneren Neuromer, das zweite, das Ganglion acustico-faciale (Gacf), von einem dem IV. Neuromer entsprechenden Gebiet ausgeht; während das dritte Ganglion von einem dem VI. Neuromer entsprechenden und einem darauf folgenden Gebiet des Rautenhirns ausgeht. Ich halte das letztere für die Verschmelzung des Ganglion glosso-pharyngeum und des Vagus (Ggpv).

Die Betrachtung des Modells von innen (Fig. 20) zeigt uns eine interessantere Umgestaltung des Hirns. Zunächst bemerkt man im vorderen lateralen Teil des Vorderhirnes eine grosse kugelförmige Höhle, welche in der Tiefe nach allen Seiten hin, ausgebuchtet ist; es ist dies die Hemisphäre (Hm). Sie ist kaudal durch die stark vorspringende Eminentia (Plica) telo-diencephalica (das Velum transversum Kupffers) vom Zwischenhirn abgegrenzt. Ventralwärts von dem unteren Begrenzungsrand der Hemisphärenhöhle sieht man eine deutlich ausgesprochene breite Vertiefung (f), welche vom Ende der Plica telo-diencephalica bis nach der zur Zeit noch offenen kleinen Mündung des Augenstiels verläuft; vorne, von der Mündung an zieht eine tiefe Furche (iof) in transversaler Richtung nach der Medianlinie, welche die oftmals erwähnte interoptische Furche ist. Jene Vertiefung (f) und diese interoptische Furche bilden die ventrale Grenze zwischen dem Telencephalon und dem Diencephalon. Dorsalwärts von diesen ventralen Grenzfurchen wölbt sich die Wand des Telencephalon in die Hirnhöhle hügelartig vor; diese Vorwölbung entspricht der Anlage des Corpus striatum (Cst). Sie geht vorne ohne Grenze in den vorher genannten Torus transversus (Ttr) über. Die vordere Wand des Telencephalon, welche zwischen dem Torus transversus und der interoptischen Furche liegt, ist in diesem Stadium sehr verdünnt. Die oben genannte zeltartige Erhebung des Bodens der hinteren dreieckigen Partie der Dachplatte ist von innen aus besser zu sehen; sie erscheint als eine einfache Ausstülpung der Wand, wie Fig. 20 Z zeigt.

Die Innenwand des Zwischenhirns bildet eine grosse tellerartige Grube, welche im Vergleich mit den Höhlen der Hemisphären und des Mittelhirns sehr seicht ist. Die innere Grenzleiste (gl) zwischen dem Parencephalon und dem Synencephalon ist am Dach hier deutlich sichtbar. Das Dach des Parencephalon (Pa) wölbt sich dorsalwärts stark vor; hier sieht man ein kleines Loch, welches in die Höhle der Epiphyse (E) führt. Auf der

Seitenwand des Zwischenhirns, und zwar in der ventralen Hälfte sind drei Wülste bemerkbar, zwei dorsale und ein ventraler. Von den zwei dorsalen Wülsten ist der vordere von der Eminentia (Plica) telo-diencephalica durch eine breite Furche, von dem hinteren dorsalen Wulst durch eine schmale Furche getrennt. Der letztere ist kaudal durch eine breite flache Furche begrenzt und hat fast die gleiche Ausdehnung, wie der vordere dorsale, was aus Fig. 20 ersichtlich ist. Diese beiden Wülste (Th) entsprechen dem Thalamus. Der ventrale Wulst ist dicht an den beiden dorsalen Wülsten gelegen; er erstreckt sich vom oberen Eingang des Infundibulum an kaudalwärts nach dem Gebiet des Synencephalon und stellt eine langgestreckte dicke Wölbung (Pm) dar. Er entspricht der Pars mammillaris hypothalami der anatomischen Nomenklatur. Es scheint mir wahrscheinlich, dass dieser einheitliche ventrale Wulst in diesem Stadium durch eine Verschmelzung des im vorigen Stadium erwähnten grösseren vorderen ventralen Wulstes mit dem kleineren hinteren entstanden ist.

Der vordere Teil des Bodens des Diencephalon senkt sich ventralwärts zu einem tiefen geräumigen Sack ein; es ist dies das bekannte Infundibulum (J). Im Boden desselben sieht man 2 sekundäre Einsenkungen, nämlich den Recessus infundibuli (Ri) und den Recessus mammillaris (Rm); der letztere erscheint noch stärker ausgebuchtet, als im vorigen Stadium. Der mittlere Teil des Trichterbodens zwischen den beiden Recessus wölbt sich nach innen vor. Der dicht ventral von der interoptischen Furche liegende Chiasmawulst (Cw) bildet in dieser Periode eine enorm dicke quergestellte Hervorragung, welche von der Pars mammillaris hypothalami durch eine breite Furche getrennt ist.

Das Mittelhirn ist innen vorne durch die Eminentia (Plica) meso-diencephalica gegen das Zwischenhirn, hinten durch die Eminentia (Plica) rhombo-mesencephalica gegen das Rautenhirn abgegrenzt. Dadurch, dass die dicke Leiste der Plica rhombo-

mesencephalica vom Dach aus in die Höhle tief vorspringt, wird die Kommunikation zwischen der Mittel- und Rautenhirnhöhle hochgradig verengert. Auf dem Boden des Mittelhirns zwischen der Mittelhirn- und Rautenhirnhöhle ist eine flache Grenzfurche (f) zu sehen, welche lateralwärts in kurzer Entfernung von der Medianlinie in ventro-dorsaler Richtung bis vor die Plica rhombo-mesencephalica verläuft. Diese Furche ist die hintere Mittelhirngrenze Burckhardts (der Sulcus intraencephalicus Kupffers) wie vorher erwähnt. Die Höhle des Mittelhirns ist von allen Hirnhöhlen am geräumigsten und nimmt die Form eines kurzen Ellipsoides an. Die Wand des Mittelhirnbodens ist stark verdickt und wölbt sich innen vor. Diese Verdickung (Hb) entspricht dem Haubenwulst.

Das Rautenhirn ist im allgemeinen dorsal- und lateralwärts stark erweitert, um sich dann vorne gegen die Plica rhombo-mesencephalica (Erm) allmählich zu verengern. Auf der inneren Seitenwand des Rautenhirns bemerkt man sechs interneuromere Leisten, von welchen die dritte und vierte deutlicher, die erste schwach, die fünfte noch schwächer und die sechste kaum sichtbar sind. Alle diese Leisten erreichen die Medianlinie des Bodens nicht. Man kann somit hier auch sechs Neuromere (I—VI) unterscheiden, wenn ihre Begrenzung auch nicht so deutlich ist, wie im vorigen Stadium. Das erste Neuromer, welches dem Metencephalon entspricht, ist nur am Bodenteil durch die erste Leiste von dem übrigen Teil des Rautenhirns, dem Myelencephalon, schwach abgegrenzt. Der ganze Boden des Rautenhirns und die dorsale Wand des Metencephalon sind bedeutend dicker geworden, während die dorsale Wand des Rautenhirns mit Ausnahme der dorsalen Wand des Metencephalon ganz dünn bleibt.

C. Zusammenstellung und Erläuterung.

Im vorigen Kapitel habe ich ausschliesslich die stadienmässige Beschreibung der sieben embryonalen Hühnerhirne gegeben, welcher ich hauptsächlich die Plattenmodelle zu grunde legte. Ich will nun die Anlage und Umgestaltung der einzelnen Hirnteile hier im Zusammenhang besprechen und zugleich dabei meine eigene Erklärung hinzufügen. Wenn naturgemäss auch eine Wiederholung bereits beschriebener Verhältnisse gegeben wird, so sollen unsere Angaben in neuer Anordnung mehr ins Klare gebracht werden. Zur Beschreibung nehme ich folgende Reihe:

1. Gliederungen des Hirns,
2. Krümmungen des Hirns,
3. Grenzen zwischen den einzelnen Hauptabteilungen des Hirns,
4. allgemeine Umgestaltung der einzelnen Hirnabteilungen.

1. Gliederungen des Hirns in ihre Hauptabteilungen.

Ich habe bei der speziellen Beschreibung erwähnt, dass beim jüngsten Embryo mit zwölf Urwirbeln, den ich untersuchte, die Hirnröhre aus acht Blasen besteht, von denen die vordere grösste Blase auf das Vorderhirn, die zweite und dritte auf das Mittelhirn und die vierte bis achte Blase auf das Rautenhirn fallen, und dass das Vorderhirn damals durch die Ausstülpungen der primären Augenblasen aus seinen beiden Seitenwänden ein quergestelltes Ellipsoid darstellt, wie man in Fig. 1 sieht. Dieses Bild stimmt mit der Beschreibung von Charles Hill überein, welche er von dem Hirn eines Huhnes mit elf Urwirbeln (29 Bebrütungsstunden) gegeben hat. In diesem

Stadium unterschied er drei Hirnblasen, die Vorderhirnblase, die Mittelhirnblase und die dritte Blase (welche durch Verschmelzung der zwei Neuromeren entstanden ist) und vier darauffolgende kleinere Neuromeren. Bei der Seitenansicht war am Mittelhirn und an der dritten Blase noch ihre Zusammensetzung aus je zwei Neuromeren zu erkennen. Auch Kupffers Abbildung stimmt ungefähr mit der meinigen überein. Er zeichnet das Hirn eines Sperlings mit 15 Urwirbeln (Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere 21./22. Lieferung 1905, S. 251), giebt aber nicht an, ob der zwischen dem Vorderhirn und Mittelhirn liegende schmälere Hirnteil zum Mittelhirn oder zum Vorderhirn gehöre. Bei meinem Objekt sind die zum Mittelhirn gehörigen zwei Neuromeren noch getrennt, während die darauf folgenden zwei Neuromeren schon zu einer Blase (der vierten meiner Figur 1) verschmolzen sind. Somit entsprechen die zum Mittelhirn gehörigen zwei Blasen meines Objektes den zum Mittelhirn gehörigen zwei Neuromeren von Hill, die vierte bis achte Blase meines Objektes den sechs Neuromeren des Rautenhirns von Hill. Bald darauf vollzieht sich sowohl am Mittelhirn wie am Rautenhirn eine Verschmelzung der einzelnen Neuromerenblasen, indem die zweite und dritte Blase zu einer einfachen Mittelhirnblase und die folgenden (ursprünglich sechs) Blasen zu einer lang gestreckten Rautenhirnblase sich vereinigen. In dieser Weise entstehen die drei Hirnblasen, die Vorderhirnblase, Mittelhirnblase und Rautenhirnblase, welche durch tiefere Einschnürungen voneinander getrennt sind.

Während der Entstehung der Mittel- und Rautenhirnblase durch die Verschmelzung der Neuromerenblasen zeigen sich am Vorderhirn bedeutende Veränderungen. Das Vorderhirn wächst nicht nur dorso-lateralwärts, sondern auch kranio-kaudalwärts rasch in seiner Längsachse aus, wodurch die primären Augenblasen nach vorn ventral zu liegen kommen und von ihm abgeschnürt erscheinen. Dieser innere selbständige Wachstums-

vorgang schreitet immer weiter fort, bis das so verlängerte Vorderhirn sich durch das Auftreten einer Grenzfurche in zwei Abteilungen sondert, eine vordere angeschwollene und eine hintere schmälere (Fig. 8). Die erstere Abteilung ist das Telencephalon, die letztere das Diencephalon. Durch diese Zweiteilung des Vorderhirns ist die Hauptgliederung der Hirnröhre vollendet. Es sind damit im ganzen vier Abteilungen (Hauptblasen) entstanden, nämlich das Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon und Rhombencephalon. Diese vier Hauptblasen entstehen ganz allmählich, ohne dass man dazwischen einen bestimmten Zeitpunkt angeben könnte. In dem Zeitpunkte, wo das Vorderhirn als eine selbständige Blase auftritt, bildet weder das Mittelhirn noch das Rautenhirn eine bestimmte Blase, sondern je einen Komplex von Neuromeren, welche schon teilweise in Verschmelzung begriffen sein können (Fig. 1); und während dann die Verschmelzung der Rautenhirnneuromeren zu einer einheitlichen Blase stattfindet, wird schon die Zweiteilung des Vorderhins eingeleitet. Fig. 3 giebt dafür ein lehrreiches Bild. Man sieht dort die vier Blasen (das Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon und Rhombencephalon), unter denen die Rautenhirnblase durch eine an der Seitenwand sichtbare sehr schwache Furche in zwei Teile geteilt ist. Der vordere Teil davon erweitert sich etwas stärker, als der hintere. Diese schwache Furche ist als Rest der interneuromeren Furchen anzusehen, welcher bald zur vollständigen Ausgleichung gelangen soll. Man kann wohl daraus erkennen, dass unmittelbar nach der Vollendung der Zweiteilung des Vorderhirns die Rautenhirnblase noch die Spur des Verschmelzungsprozesses der Rautenhirnneuromeren zeigt. Man darf aber jene vordere (schwache) Erweiterung der Rautenhirnblase mit dem später zu erwähnenden Hinterhirn nicht verwechseln, da sie dem letzteren durchaus nicht entspricht.

Es ist nun klar, dass die dreifache Gliederung zuerst auftritt und dass unmittelbar derselben die vierfache folgt. Diese

vierfache Gliederung bleibt stets als solche bestehen; eine weitere Längsgliederung findet nicht mehr statt.

Nach dem oben Gesagten halte ich mich für berechtigt, die eben entstandenen vier Blasen als die ursprünglichen, einander homologen Hauptabteilungen der Hirnröhre anzunehmen; besonders die stadienmässige Verfolgung der Modelle hat mich in dieser Ansicht bestärkt.

Meine Ansicht über die Hirngliederung stimmt nicht mit den in der Litteratur niedergelegten überein. Mihalkovics glaubte, dass die ursprünglichen Hirnblasen zu gleicher Zeit entstehen sollten. Ich glaube aber, dass das Vorderhirn zuerst auftritt, dann hintereinander das Mittelhirn sowie das Rautenhirn durch Verschmelzung je eines Komplexes von den Neuromenblasen entsteht, wie schon erwähnt. In Bezug auf die Zweiteilung des Vorderhirns hat Mihalkovics auch eine andere Ansicht ausgesprochen. Er liess einen neuen Hirnteil aus der vorderen Wand des Vorderhirns hervorwachsen, welchen er als sekundäres Vorderhirn bezeichnete, während die Mutterblase, aus welcher das letztere hervorgegangen sein sollte, primäres Vorderhirn genannt wurde. Bei Remak, Gegenbaur, Hertwig und anderen findet sich dieselbe Ansicht vertreten. Das sekundäre Vorderhirn entspricht dem Telencephalon, das primäre Vorderhirn dem Diencephalon, Zwischenhirn der anatomischen Nomenklatur. Nach Mihalkovics sollte also das Telencephalon in der ersten Anlage gar nicht vorhanden, sondern eine neue sekundäre Bildung sein; in der Folge sei die Schlussplatte, welche später das sekundäre Vorderhirn abschliesst, nicht der des ursprünglichen Vorderhirns gleich, weil die letztere in die Bildung des sekundären Vorderhirns übergehe. Diese Ansicht ist aber nicht zutreffend. Das Telencephalon entsteht mit dem Zwischenhirn durch einen aktiven inneren Wachstumsprozess der schon vorhanden gewesenen Elemente des ursprünglichen Vorderhirns und tritt gleichartig

und gleichzeitig wie das Zwischenhirn auf, wie schon vorher erwähnt; darum ist das Telencephalon niemals als eine Neubildung anzusehen, sondern als ein aus der weiteren Gliederung des Vorderhirns entstandener Hirnteil. Wenn das sekundäre Vorderhirn (das Telencephalon) aus der vorderen Wand des Vorderhirns in einem ventralwärts geneigten Bogen, wie Mihalkovics wollte, hervorwüchse, so würde das erstere über das Niveau der beiden Augenblasen hoch hervorragen müssen; in der That ist es aber nicht der Fall: Bei der Betrachtung der Fig. 3 (oder Fig. 5), in welcher das Telencephalon erst entstanden gezeichnet ist, kann man leicht erkennen, dass es vorn unten über das Niveau der beiden Augenblasen nur schwach vorgewölbt ist. Die Schlussplatte, welche sich vom Recessus opticus bis zum Recessus neuroporicus erstreckt, bleibt vor und nach der Zweiteilung des Vorderhirns immer als solche bestehen (Fig. 1 und Fig. 3), wie auch von Kupffer nachgewiesen wurde.

Ich muss aber Mihalkovics darin vollkommen zustimmen, dass das sekundäre Vorderhirn anfangs unpaarig auftritt, weil das Telencephalon unmittelbar nach der Zweiteilung des primären Vorderhirns bei meinem Modell als eine einheitliche unpaare Blase auftritt.

Kupffer (93) erwähnte, dass das Hirn sich zunächst in zwei Abschnitte gliedert, welche er als Vorhirn und Nachhirn bezeichnete; auf diese zweifache Gliederung folgt eine dreifache, indem das Vorhirn sich wiederum in zwei Teile sondert. Diese drei Abschnitte, das Vorderhirn, Mittelhirn und Nachhirn bleiben nach Kupffer als solche bestehen, eine Längsgliederung finde weiter nicht statt. Das Grosshirn und das Kleinhirn sollen nach ihm nur Partialbildungen sein, die genetisch mit den Abteilungen des zweigliedrigen Hirns nicht verglichen werden könnten. Kupffer glaubte, dass das Grosshirn nur eine dorsale Lage in Bezug auf die genetische Achse hat; darum schlug

er für das Grosshirn eine neue Bezeichnung, das Epencephalon vor. Nach der vollendeten Gliederung des Vorderhirns unterschied Kupffer an dem letzteren zwei Teile, den Stammteil oder Centralteil desselben und die sekundären Bildungen. Der Stammteil erstreckt sich von der Grenze gegen das Mittelhirn bis zur Spitze des Lobus olfactorius impar und behält seine ursprüngliche vordere Wand bei. Die sekundären Bildungen ordnen sich, nach Kupffer, nach den Regionen:

1. Aus der vorderen Wand gehen hervor: die Augenblasen mit ihren Stielen.

2. Aus der dorsalen Wand: a) das Epencephalon; b) die Paraphysis; c) das Parencephalon; d) die Epiphysis oder Zirbel.

3. Aus dem Boden: das Hypencephalon oder Unterhirn.

Kupffer suchte die Gliederung des Vorderhirns in das Endhirn und Zwischenhirn zu verneinen und damit die bisherige Einteilung des embryonalen Hirns (in fünf Blasen) vollständig zu ändern. Meine Beobachtung an Hühnerembryonen stimmt aber nicht mit der Ansicht Kupffers überein. Das Telencephalon entsteht durch die Längsgliederung des Vorderhirns gleichartig und gleichzeitig mit dem Zwischenhirn und ist durch die primäre Grenzfurche gegen das letztere scharf abgegrenzt. Die vordere Wand des Telencephalon entspricht der des primären Vorderhirns, des Prosencephalon, und verändert nicht seine ursprüngliche Lage. Das Telencephalon (Grosshirn) nimmt keine dorsale Lage in Bezug auf die genetische Hirnachse ein, weil die Anlage des Stammteils (des Bodenteils), des Grosshirns ventralwärts von der Achse liegt, während nur die Anlage des Hemisphärenteils (des Mantelteils), desselben dorsalwärts von der Achse entsteht. Ich kann also mich Kupffer nur in dem letzteren Punkt anschliessen, da er unter einem Grosshirn oder Epencephalon den Hemisphärenteil (Mantelteil) versteht, während bei meinen Modellen der Stammteil und der

Hemisphärenteil zusammen die ganze Wand des Telencephalon bilden.

Aus meinem Befund möchte ich den Schluss ziehen, dass das Telencephalon keine partielle, sekundäre Bildung ist, sondern ursprünglich durch die Längsgliederung der Hirnröhre entsteht. Naturgemäss soll der vorderste mediane Teil des dritten Ventrikels zum Telencephalon (zum Stammteil des Grosshirns) gehören.

Die Sonderung des Rautenhirns in das Hinterhirn und Nachhirn im gebräuchlichen Sinne erfolgt später, als die des Vorderhirns, wie Koelliker richtig bemerkte. Nach Mihalkovics soll das Rautenhirn vor der Zweiteilung des Vorderhirns durch eine schwache Furche in eine vordere weitere, die Hinterhirnblase und in eine hintere längere Blase, die Nachhirnblase geteilt werden. Ich habe auch eine solche ähnliche Erweiterung gesehen, welche ungefähr die Lage des späteren Hinterhirns einnahm. Durch die genaue Untersuchung erkannte ich aber, dass diese Erweiterung nicht mit dem späteren Hinterhirn übereinstimmt; ich glaube, dass sie als eine vorläufige Verschmelzung der vorderen zwei oder drei Neuromerenblasen erscheint und nur einem gewissen Stadium des Verschmelzungsprozesses der Rautenhirnneuromeren entspricht.

Als Grenze zwischen dem Hinterhirn und Nachhirn kann man wohl die erste interneuromere (sekundäre) Furche des Rautenhirns annehmen, welche nach der Teilung des Vorderhirns erst im Stadium des Embryo III auftritt, weil der zwischen dieser Furche und dem Sulcus rhombo-mesencephalicus gelegene Teil des Rautenhirns gerade der verdickten Anlage des Kleinhirns der Decke des Hinterhirns) entspricht. Diese Furche ist aber sehr schwach, nur auf die Seitenwand des Rautenhirns beschränkt und erzeugt keine Verengerung der Hirnröhre, wie die anderen Grenzfurchen zwischen den Hauptblasen des Hirns, so dass das ganze Rautenhirn damit morphologisch von Anfang

an als eine einheitliche Blase betrachtet werden muss. Somit sind die unterschiedenen zwei Abschnitte, das Hinterhirn und Nachhirn, mit den Hauptabteilungen des Hirns nicht vergleichbar, sondern nur als die Unterabteilungen des Rautenhirns anzusehen. Es ist nun klar, dass das Rautenhirn nach der Verschmelzung der Neuromeren sich nicht in zwei Blasen gliedert, vielmehr ursprünglich nur eine einheitliche Blase bildet und dass jene erste interneuromere Furche nicht als die Begrenzung der ganzen zwei Blasen, sondern nur als die der Kleinhirnanlage verwendet werden kann, weil sie den Boden des Rautenhirns nicht erreicht. Damit wird die Einteilung des Rautenhirns in zwei Blasen (Hinterhirnblase und Nachhirnblase) überflüssig.

Fasse ich das oben Gesagte zusammen, so ergiebt es sich, dass die ursprüngliche Gliederung des Hirns vier Hauptabteilungen liefert, während Baer, Mihalkovics und andere fünf Hauptblasen, Kupffer drei Blasen annehmen.

2. Krümmungen des Hirns.

Vor der Schilderung der Hirnkrümmungen möchte ich auf die Hirnachse resp. den Endpunkt derselben einen Blick werfen, weil die Bestimmung der Achse für die Beurteilung der Lage und Krümmung des Hirns sehr wichtig ist. Eine einheitliche Hirnachse ist überhaupt noch nicht angenommen. Baer suchte den Endpunkt derselben in der Spitze des Trichters. Reichert bestritt diese Ansicht. His hat, wie bekannt, im Anschluss an Baer das Achsenende in das Infundibulum, genauer ausgedrückt in den Recessus infundibuli (d. i. in die Mitte der Basilarleiste) verlegt. Er versteht dabei unter der Hirnachse die Mittellinie des Hirnbodens, die er die basilare Achse genannt hat. Später hat er, als die mittlere Achse (die Achse der Röhrenlichtung) eine Mittellinie in einer Ebene, welche die Grund- und die Flügelplatte des Hirns voneinander scheidet, vorgeschlagen, und

ihr Endpunkt trifft nach ihm die vordere Endfläche im Recessus opticus. Aber er hält stets auch an der basilaren Achse fest. Goette erkannte bei seiner Untersuchung an der Unke, dass das Infundibulum keine Beziehung zum ursprünglichen Vorderende des Hirns habe und liess die Hirnachse in der Sehnervenplatte (oberhalb des Recessus opticus) enden. Mihalkovics verlegte den Endpunkt der geraden Achse zur Zeit der dreifachen Gliederung des Hirns in die Mitte der Schlussplatte (oberhalb der Sehnervenplatte). Von den älteren Forschern hat jeder eine andere Linie als Achse angenommen, sich aber über keine genetische Achse ausgesprochen, von welcher erst bei den späteren Forschern die Rede ist. So fand Van Wijhe an Vogelembryonen den vorderen Neuroporus oder den Zusammenhang des Hirns mit dem Ektoderm auf der Mitte der Vorderhirnblase und bemerkte dabei, dass diese Stelle am vorderen Pol der Körperachse liege und zugleich dem Endpunkt der Hirnachse entspreche. In neuerer Zeit entdeckte Kupffer bei Acipenser sturio, dass die Stelle des Neuroporus sich nach der Ablösung der Hirnröhre von der peripherischen Epidermis zu einem schnabelförmigen Fortsatz ausbildet, den er als Lobus olfactorius impar bezeichnet hat. Er verlegte den Endpunkt der Achse in diesen Lobus, die in der Mitte der Röhrenlichtung verläuft. Es ist dies die genetische Achse Kupffers. Dieser Lobus olf. impar Kupffers entspricht gerade dem Recessus neuroporicus (Burckhardt) oder dem Angulus terminalis (His). Ich will nun der genetischen Achse Kupffers den Vorzug geben, weil seine Auffassung auf der festen Basis der vergleichenden Anatomie und der Entwickelungsgeschichte wohl begründet ist und werde diese Achse für die Bestimmung der Lage und Krümmung des Hühnerhirns verwenden.

Der bei Acipenser so deutlich sichtbare Recessus neuroporicus ist aber bei den Hühnerembryonen sehr schwach ausgebildet. Ich kann nur in frühen Stadien denselben nachweisen, in späteren

Stadien nicht mehr, wie in der speziellen Beschreibung erwähnt. Auch Burckhardt sprach sich in demselben Sinne aus. Da die Commissura anterior (resp. der Torus transversus), nach Kupffer, dicht unterhalb des Lobus olf. impar sich entwickelt (Henrich hat dies bei Hühnerembryonen nachgewiesen), so will ich in den späteren Stadien diese Kommissur (oder den Torus) als Orientierungspunkt für den Achsenpol verwerten.

In Bezug auf die genetische Achse kann ich hier die Hirnkrümmungen unterscheiden:

1. Scheitelkrümmung (eine vordere und hintere),
2. Brückenkrümmung,
3. Nackenkrümmung.

Die Hakenkrümmung His' und die Kopfbeuge Mihalkovics' haben darauf keine Beziehung, wie Kupffer richtig erwähnt.

Die Scheitelkrümmung tritt unter allen Krümmungen am frühesten auf. Sie ist im Stadium des Embryo II (Fig. 3) schwach angedeutet und kommt erst vom Embryo III (Fig. 5) an deutlich zum Ausdruck. Das Vorderhirn krümmt sich gegen das Mittelhirn ventralwärts, indem die Achse an der Übergangsstelle des Vorderhirns zum Mittelhirn nach unten umbiegt. Man nennt diese Biegung die vordere Scheitelkrümmung. Während diese Krümmung weiter vor sich geht, tritt die zweite Biegung an der Grenze zwischen dem Mittel- und Rautenhirn auf, welche die hintere Scheitelkrümmung darstellt. Beide Krümmungen nehmen (von Embryo III bis VI) immer mehr zu, und zwar die vordere viel stärker, als die hintere. Sie erreichen im Stadium des Embryo VI (Fig. 16) ihre höchste Ausbildung. Somit wird der anfangs stumpfe Winkel zwischen dem Vorder- und Mittelhirn mit der Verlängerung des Vorderhirns allmählich ein rechter. In der Folge ragt das Mittelhirn nach oben vorn über die Nachbarhirnabschnitte hoch hervor. Der vordere untere Teil des Vorderhirns wird gegen das Rautenhirn zurückgebogen, was mit dem Auswachsen des Infundibulum im Zusammenhang steht.

Die Scheitelkrümmung beginnt schon im nächsten Stadium (Embryo VII) abzunehmen, wie man in Figur 19 sieht.

Die Brückenkrümmung (zuerst von Koelliker so bezeichnet), welche sich bei Säugetieren und beim Menschen sehr stark ausbildet, ist bei Vögeln schwach und tritt ziemlich spät auf. Erst im Stadium des Embryo VII (Fig. 20) zeigt sie sich nur in der Form einer leichten ventralwärts konvexen Vorwölbung des Rautenhirnbodens.

Die Nackenkrümmung kommt bei Vögeln etwas später zum Vorschein, als die Scheitelkrümmung. Sie ist im Stadium des Embryo V (Fig. 14) als eine bogenförmige Biegung im Übergang des Hirns zum Rückenmark erkennbar. Diese Biegung nimmt allmählich zu, erreicht im Stadium des Embryo VI (Fig. 16) ihre höchste Ausbildung, wo die beiden Hirnteile unter einem rechten Winkel gegeneinander liegend erscheinen; dann beginnt sie wieder stumpfer zu werden (Fig. 19).

3. Grenzen zwischen den einzelnen Hauptabteilungen des Hirns.

Es ist keine leichte Aufgabe, die Grenzen zwischen den einzelnen Hirnabschnitten genau zu bestimmen. Wie bekannt, gehen das Wachstum des Hirndaches und das des Hirnbodens nicht gleichmässig vor sich. Am Vorderhirn ist das Dach in früheren Stadien grösser als der Boden, welcher aber mit dem Auswachsen der Trichterregion ausgedehnter wird. Später gewinnt das Dach des Vorderhirns mit der Einleitung der Hemisphärenbildung wiederum an Ausdehnung. Am auffallendsten ist die Wachstumsdifferenz zwischen dem Dach und Boden am Mittelhirn, wo der Boden im Vergleich zur bedeutenden Ausdehnung des Daches sehr klein erscheint. Durch dieses ungleiche Wachstum und die zugleich erfolgende Hirnkrümmung kommt es zu Verschiebungen der Lage des Bodens gegen das

Dach, welche die Grenzbestimmung äusserst erschweren. Neuerdings aber ist unsere Kenntnis in dieser Hinsicht durch den Vorschlag von His (1892, 1893, 1895) und Kupffer (1903) erheblich gefördert worden. Ich will nun hier versuchen, auf Grund meiner Modelle die genannte Aufgabe zu lösen.

Die Grenze zwischen dem Telencephalon und Diencephalon.

Als die dorsale Grenze zwischen dem Telencephalon und Diencephalon dient der Sulcus telo-diencephalicus (Std), der vom Dach an über die Seitenwand bis hinter die Wurzel des Augenstiels verläuft und innen der Leiste (Etd) der Eminentia telo-diencephalica) entspricht. Diese Furche oder Leiste tritt im frühesten Stadium auf und wird später immer tiefer und deutlicher. Verlängert man diese Furche resp. Leiste in frühen Stadien (Fig. 3 und 5) in ihrer Richtung, so bemerkt man sofort, dass sie gerade den unteren Rand des Recessus opticus trifft. Die innere Grenzleiste, welche in frühen Stadien bis zur Mündung des Augenstiels gelangte, erreicht diese in späteren Stadien nicht mehr. Dagegen kommt eine Furche zum Vorschein, welche von der Mündung bis zum Ende der Grenzleiste verläuft und den verschwundenen unteren Teil dieser Grenzleiste ersetzt. Diese Furche bildet am ventralen Teil der Seitenwand eine Grenze zwischen dem Telencephalon und Diencephalon. Vorne sieht man zwischen den beiden Mündungen der Augenstiele eine Furche, die im frühesten Stadium auf der Grenze zwischen der Vorderwand und dem Boden des Hirns liegt. Diese ist die interoptische Furche (iof), welche nach der Teilung des primären Vorderhirns auch als Grenze zwischen dem Telencephalon und Diencephalon dienen soll. Somit ist die Grenze zwischen dem Endhirn und dem Zwischenhirn durch drei Furchen gegeben: den Sulcus telo-diencephalicus, die interoptische Furche (resp. den entsprechenden Torus opticus) und die von

der Mündung des Augenstiels bis zum Ende der Eminentia telo-diencephalica hinziehende Furche. Alle diese Grenzmarken sind niemals künstliche, sondern rein natürliche, wie man an den Modellen sieht. Ich glaube mich berechtigt, sie als eine genetische Grenze zu betrachten.

Die Abbildung der anatomischen Nomenklatur, welche dem Medianschnitt durch ein menschliches Embryohirn vom Ende des ersten Monats entnommen worden ist (Anatomische Nomenklatur, His, S. 158), stimmt nicht mit meiner Beobachtung überein. Nach dieser Abbildung geht die Grenzlinie zwischen dem Telencephalon und Diencephalon von der dorsalen Mitte des Sulcus telo-diencephalicus aus, schneidet den Sulcus Monroi fast senkrecht und endet in der Mitte der hinteren Wand des Infundibulum, welche sich hier flach und breit vertieft. Bei der Betrachtung meiner Modelle kann ich aber die Existenz irgend einer Grenzfurche oder Leiste in der Infundibularregion nicht nachweisen, indem die dorsale Furche resp. Leiste (Plica telo-diencephalica) direkt nach vorn unten gegen die Mündung des Augenstiels verläuft; ausserdem sind bei der Hisschen Grenzlinie keine sicheren Anhaltspunkte zur Bestimmung ihres ventralen Teiles zu sehen. Es erscheint mir also als unstatthaft, die genannte Grenzlinie als eine natürliche anzunehmen.

In bester Übereinstimmung mit meiner Beobachtung steht die Kupffersche Abbildung, welche für das Hirn der Cranioten überhaupt gelten sollte. Die Grenzlinie nach Kupffer geht ebenfalls von dem Sulcus telo-diencephalicus aus, schneidet die genetische Hirnachse fast senkrecht und trifft dann die Mitte des Recessus opticus. Kupffer gab aber dabei nicht genau an, ob am Boden diese Linie entlang der interoptischen Furche verlaufe. Jedenfalls nehme ich diejenige Linie, welche der Plica telo-diencephalica und der interoptischen Furche folgend bis zum Recessus opticus gelangt, als Grenze zwischen dem Telencephalon und Diencephalon an.

Die Grenze zwischen dem Diencephalon und Mesencephalon.

Als dorsale Grenze zwischen dem Zwischenhirn und Mittelhirn dient der Sulcus meso-diencephalicus (Smd), welcher innen eine entsprechende Leiste bildet. Diese Furche (oder Leiste) ist anfangs schwach, wird aber später immer deutlicher und stärker; sie tritt nur am Dach und an der Seitenwand auf, ist aber am Boden nicht zu erkennen. Kupffer nimmt am Boden das Tuberculum posterius als eine Grenzmarke zwischen dem Zwischenhirn- und Mittelhirnboden an. Ich schliesse mich dieser Ansicht Kupffers an. Das Tuberculum post. ist auch bei meinen Modellen vom frühen Stadium an deutlich sichtbar, wie in der speziellen Beschreibung schon erwähnt. Somit wird die Grenze zwischen dem Zwischenhirn und Mittelhirn durch diejenige Linie gegeben, welche der Plica meso-diencephalica entlang hinunterläuft und hinter das Tuberculum post. gelangt. Ferner kann man die Commissura posterior als die dorsale Grenzmarke bei den Schnitten anwenden, weil sie gerade in der Grenze zwischen dem Mittel- und Zwischenhirn (resp. Synencephalon) vom Stadium des Embryo V (74 Brütestunden) an immer deutlich sichtbar ist. Die Hissche Grenzlinie zwischen dem Diencephalon und Mesencephalon (in der vorher erwähnten Abbildung der anatomischen Nomenklatur) stimmt ebenfalls mit meiner Beobachtung überein.

Die Grenze zwischen dem Mesencephalon und Rhombencephalon.

Der Sulcus rhombo-mesencephalicus (resp. die Eminentia) giebt die Grenze zwischen dem Mittelhirn und Rautenhirn. Er ist in allen Stadien sehr deutlich sichtbar und bildet in frühen Stadien eine ringförmige Einschnürung; aber in späteren Stadien verläuft er vom Dach über die Seitenwand herunter, wo er die

letztere bis tief unten übergreift, so dass am Boden nur ein kleiner Abstand zwischen den beiden Enden dieser Furche oder Leiste frei bleibt. Somit ist die Fortsetzung des Sulcus rhombo-mesencephalicus (resp. der Eminentia) am Boden nicht mehr zu sehen. Innen am Boden kommt dann eine schmale Furche (Fig. 16, f) zum Vorschein, welche dicht vor dem Ende der Eminentia (Plica) rhombo-mesencephalica liegt und der „hinteren Mittelhirngrenze" von Burckhardt (der Isthmusbucht, His) entspricht. Da diese Furche am Boden dicht vor der Plica rhombo-mesencephalica liegt, wird die erstere als Anhaltspunkt für die Bestimmung der eigentlichen Grenze am Boden genommen. Die Grenzlinie zwischen dem Mittelhirn und Rautenhirn in der Kupfferschen Abbildung fällt in diesem Sinne von der dorsalen Mitte der Plica rhombo-mesencephalica an hinter jene Furche am Boden (die hintere Mittelhirngrenze von Burckhardt). Ich sehe ebenfalls ein ähnliches Verhalten in der schon erwähnten Abbildung in der anatomischen Nomenklatur von His.

Ausser den oben genannten drei Hauptgrenzen hat His in der anatomischen Nomenklatur noch zwei Grenzlinien am Rautenhirn gezeichnet, wodurch das letztere in drei Teile geteilt wird, in den Isthmus, das Hinterhirn und das Nachhirn. Diese zwei Grenzlinien sind nur konventionelle, und mit den erwähnten drei Hauptgrenzlinien nicht vergleichbar. Zwischen dem Isthmus und dem Hinterhirn giebt es keine genetische Grenzfurche oder Leiste, welche diese beiden Hirnunterabteilungen voneinander trennen soll. Über die Grenze zwischen dem Hinterhirn und Nachhirn habe ich vorher bei der „Gliederung des Hirns" meine Ansicht erörtert, auf welche ich hier verweise.

4. Allgemeine Umgestaltungen der einzelnen Hirn-Abteilungen.

Ich beschreibe hier die Umgestaltungen der vier Hauptabteilungen des Hirns, nämlich des Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon und Rhombencephalon.

a) Das Telencephalon, Endhirn.

Das Telencephalon bildet im frühen Stadium, in welchem das Prosencephalon sich in das Endhirn und das Zwischenhirn teilt (Fig. 3), eine kugelförmige Blase. In diesem Stadium ist es unpaarig; seine Wand zeigt keine Dickendifferenz. Von dem nächsten Stadium an beginnt die dorsale Wand des kugelförmigen Telencephalon schon sich zu differenzieren: Sie sondert sich in einen dünneren mittleren Teil und in die zwei dicken Seitenwände. Ich habe hier neben den Modellen fünf Querschnitte des Telencephalon gezeichnet; drei davon sind dem Embryo III entnommen (Fig. 7, Fig. 8, Fig. 9), die anderen zwei dem Embryo IV (Fig. 12, Fig. 13). Man kann in diesen Abbildungen sofort erkennen, dass die mittlere Partie, die Dachplatte (d), sich stark verdünnt und schwach vorwölbt, während die Seitenwände (Sw) dagegen erheblich verdickt und symmetrisch gebaut sind. Dann bemerkt man eine wichtige Erscheinung, welche darin besteht, dass die mittlere unpaarige Partie durch je eine schwache Furche (f) gegen die Seitenwände abgegrenzt ist. Bei der Vergleichung der Abbildungen aus dem Embryo IV mit der aus dem Embryo III sieht man, dass die Seitenwände bei dem ersteren dicker werden und beiderseits lateralwärts bedeutend stärker sich ausbuchten, als die bei dem letzteren. Aus dieser Thatsache kann man wohl verstehen, dass die dorsale Wand des Telencephalon scharf in drei Teile gegliedert ist, nämlich in einen mittleren unpaaren Teil und in die zwei paarigen Seitenwände. Ich konnte durch die Verfolgung noch späterer Stadien

feststellen, dass diese Seitenwände die erste Anlage der Grosshirnhemisphären (und zwar des Mantelteils) vorstellen. Ich will weiterhin auf die Schnittbilder verzichten, weil man vom nächsten Stadium an die genannte Dreigliedrigkeit der dorsalen Endhirnwand auf den Modellen erkennen kann.

Während das Telencephalon in diesen zwei Stadien (Embryo III, Fig. 5 und IV Fig. 10) fast noch kugelförmig bleibt, hat es im folgenden Stadium (Embryo V, Fig. 14) bedeutend an Höhe gewonnen. In diesem Stadium ist die mittlere Dachplatte (d) nicht vorgewölbt, sondern flach oder schwach eingesenkt; die Seitenwände wölben sich dorso-lateralwärts stark vor. Erst in diesem Stadium kommt der Torus transversus, aus welchem die Commissura ant. hervorgeht, am ventralen Teil der vorderen Wand des Telencephalon zum Ausdruck; er bildet einen queren Wulst, welcher in späteren Stadien immer deutlicher wird.

Indem das dorso-laterale Wachstum des Telencephalon immer weiter fortschreitet und die Höhle desselben in der entsprechenden Richtung sich ausdehnt, hat sich das Telencephalon (die dorsale Wand) im Stadium des Embryo VI (Fig. 16, Fig. 18) vollständig in zwei Hemisphären und in einen mittleren unpaaren Teil gesondert. Die Hemisphäre (Fig. 18, Hm) bildet beiderseits jetzt eine fast kugelförmige Blase und ragt besonders kaudal hoch hervor. Die anfangs breite mittlere Dachplatte (d) verschmälert sich nach und nach und senkt sich hinten zwischen den hervorragenden Hemisphärenteilen stärker ein, während sie aber vorne, nur eine flache Furche bildend, in die Wand der Hemisphären übergeht, wie die proximale Gelenkfläche des Kniegelenks. Die Hemisphären mit der mittleren Dachplatte grenzen sich durch eine tiefe Furche, den Sulcus telo-diencephalicus (Std), gegen das Parencephalon scharf ab. Der ventrale Teil der Seitenwand des Telencephalon zwischen dem ventralen Begrenzungsrand der Hemisphärenhöhle und der Mündung des Augenstiels verdickt

sich im allgemeinen und bildet damit die Anlage des Corpus striatum (Cst), welche vorne ohne Grenze in den Torus transversus (Tt) übergeht; er entspricht dem Stammteil des Grosshirns. In diesem Stadium kann man also den dorsalen Hemisphärenteil (Hm) und den ventralen Stammteil (Cst) deutlich unterscheiden, welche beide bisher ohne Grenze ineinander übergingen. Der Hemisphärenteil mit der Dachplatte ist innen durch die stark vorspringende Eminentia telo-diencephalica (Etd) gegen das Parencephalon abgegrenzt, während der Stammteil durch eine flache Furche von der Anlage des Thalamus (Th) des Zwischenhirns getrennt ist. Im letzten Stadium (Embryo VII, Fig. 19, 20, 21) das ich untersuchte, zeigt das Telencephalon im wesentlichen ähnliche Konfiguration, wie im vorigen. Der Hauptunterschied besteht in der bedeutenden Entwickelung des Hemisphärenteils und Stammteils und der allmählichen Reduktion der mittleren unpaaren Dachplatte. Die Hemisphären entwickeln sich nicht nur dorso-lateralwärts, sondern auch kaudalwärts stark, so dass sie mit ihrer frei gewölbten Kaudalfläche den vorderen Teil des Zwischenhirns überragen. Der Stammteil wölbt sich innen, ventralwärts von dem ventralen Begrenzungsrand, hügelartig vor und ist vom Chiasmawulst (Cw) durch eine breite Furche getrennt, in welcher vorne die Mündung des Augenstiels sich öffnet. Die mittlere Dachplatte senkt sich tief ein und zwar vorn schwächer, hinten (kaudal) stärker. Sie stellt eine vorne schmale, hinten breitere Platte zwischen den Hemisphären dar. Der letztere (hintere) Teil (Fig. 21 d) der Dachplatte nimmt durch die kaudalwärts zunehmende Divergenz der beiderseitigen Hemisphären die Form eines schmalen Dreiecks an, deren Basis gegen den Sulcus telo-diencephalicus (Std) gerichtet ist. Der Boden dieser dreieckigen Platte ist nicht eben oder eingedrückt, sondern in seiner Mitte zeltartig vorgewölbt, wie Henrich richtig bemerkte. Der vordere Teil der Dachplatte ist auf einen schmalen Streifen reduziert und geht, nur wenig eingesenkt, in

die vordere Wand der Hemisphären und in die Lamina terminalis (Lt) über. Die interoptische Furche (iof), welche vorn ventral das Telencephalon begrenzt, ist anfangs flach oder nur wenig eingesenkt, wird aber in späteren Stadien immer tiefer und deutlicher (Fig. 17 u. Fig. 20) und bildet aussen eine entsprechende, quergestellte Erhebung, welche in die vordere gewölbte Wand des Augenstiels übergeht.

Ich habe oben die Umgestaltung des Telencephalon und die damit innig zusammenhängende Hemisphärenbildung beschrieben, mit welch letzteren ich mich im folgenden noch weiter beschäftigen will.

Die Frage der Hemisphärenbildung ist immer noch bis zur Gegenwart der Gegenstand der Diskussion geblieben. Es handelt sich nämlich darum, ob das Grosshirn paarig oder unpaarig angelegt werde und ob das Paarigwerden durch eine äussere Ursache oder durch innere Wachtumsbedingungen geschehe. Baer, Remak und Reichert nahmen eine gleich anfangs paarige Anlage an. Nach meiner Meinung kann diese Annahme dadurch erklärt werden, dass die genannten Autoren ihre Beobachtungen an dem späteren Stadium anstellten, wo die Doppelblase schon zum Vorschein gekommen ist. Mein Modell überzeugt mich, dass das Grosshirn ursprünglich unpaarig angelegt ist. Nur die Angabe Reicherts, dass zwischen den paarig abgeschnürten Blasen eine mittlere am Abschnürungsprozess unbeteiligte Partie vorhanden ist, bleibt in voller Übereinstimmung mit meiner Beobachtung. Die meisten Autoren, Koelliker, His, Mihalkovics, Gegenbaur, Hertwig und andere nahmen eine unpaarige Anlage des Grosshirns an und suchten (mit Ausnahme von Gegenbaur) den Vorgang des darauffolgenden Paarigwerdens desselben durch äussere mechanische Kausalmomente zu erklären. So kam His zur bekannten Hemmungstheorie, wie eingangs erwähnt. Nach His sollte der wegen der axialen Verbindung des Trichters mit dem

vorderen Ende des Darmes stärker gespannte mediale Streifen des Grosshirns wie ein über dasselbe gelegtes Band einschnürend wirken und das Grosshirn nötigen, seitlich sich auszubuchten. Diese Theorie konnte sich nicht lange halten, da jene Verbindung des Trichters mit dem Vorderdarm zur Zeit der Teilung des Grosshirns in zwei Hemisphärenblasen nicht mehr vorhanden ist.

Dagegen wurde die Hirnsicheltheorie Mihalkovics' von den meisten früheren Anatomen übernommen, und fehlt es ihr auch jetzt nicht an Anhängern (wie O. Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte 1902). Mihalkovics erklärt den Vorgang mit folgenden Worten: „Durch einen Bindegewebsstrang, der in der Medianlinie einschneidet, wird sie (= die gemeinsame Hemisphärenblase) in eine rechte und linke halbkugelartige Vortreibung abgeteilt und wächst dann ein jeder der Seitenteile hauptsächlich in der Richtung nach hinten, das Zwischenhirn bedeckend, aus. Der Einschnitt heisst Mantelspalte, die beiden Hälften nennt man Hemisphärenbläschen und den median einschneidenden Bindegewebsstrang primitive Hirnsichel". Er betrachtet also die Bildung der Hemisphären als Folge der Einschneidung der Hirnsichel. Dieser Auffassung trat Henrich entgegen. Er wies in nach meiner Meinung zutreffender Weise darauf hin, dass man während des ganzen Vorganges des Paarigwerdens gar keine Verdichtung des Bindegewebes (die primitive Hirnsichel) an der fraglichen Stelle finden kann. Das Mesenchym ist vielmehr gegenüber der Dachplatte des Telencephalon am lockersten und zellärmsten, wie Henrich an den Querschnitten nachgewiesen hat. Die ebenfalls richtige Beobachtung Henrichs, dass die dünnere Dachplatte durchaus nicht den Eindruck macht, als sei sie von aussen nach innen eingestülpt, sondern dass sie, im Gegenteil, stets nach aussen vorgewölbt erscheint, selbst noch in einem Stadium, wo sie tief zwischen den Hemisphären liegt, ihre Konvexität bewahrt, giebt einen weiteren Beweis gegen das Unrichtige der Theorie Mihalkovics'.

In dieser Hinsicht stimmt die Ansicht Gegenbaurs, der sich die Hirnsicheltheorie nicht aneignete, mit meiner Beobachtung vollständig überein. Gegenbaur suchte die Hemisphärenbildung auf die inneren Wachstumsbedingungen des Gehirns zurückzuführen und nahm an, dass die primitive Hirnsichel nicht die Ursache für die Scheidung der Hemisphären ist, sondern in die zwischen den Hemisphären entstehende Lücke in passiver Weise sich einsenkt.

Henrich stellte bezüglich der Frage, ob das Grosshirn unpaar oder paarig angelegt werde, die neue Ansicht auf, dass von Anfang an mit Beginn der Abgrenzung des Epencephalon vom Parencephalon eine Dreiteilung stattfindet, in einen unpaaren mittleren Teil und in paarige Hemisphärenblasen. Diese Annahme ist in der Hauptsache ganz zutreffend; aber in Bezug auf die Zeit des Auftretens dieser Dreiteilung kann ich Henrich nicht zustimmen. Im Stadium, wo das Telencephalon von Parencephalon sich eben getrennt hat, zeigt die Wand des Telencephalon in allen Teilen keine Dickendifferenz, so dass man keine Spur einer Dreiteilung finden kann. Es muss also dieser Dreiteilung das Stadium der unpaarigen Blase des Telencephalon vorangehen.

Fasse ich das oben Gesagte zusammen, so ist zuerst die ursprünglich unpaarige Anlage des Telencephalon hervorzuheben.

Fast unmittelbar darauf beginnt die dorsale Wand des Telencephalon sich in drei Teile zu differenzieren, in einen unpaaren mittleren Teil und in zwei dicke Seitenteile. Indem der unpaare mittlere Teil sich, unter allmählicher Reduktion, einsenkt und die zwei Seitenteile sich dorso-lateralwärts immer mehr ausbuchten, bilden sich der unpaare mittlere (reduzierte) Teil und die zwei getrennten Hemisphärenblasen. Über die Ursache der Dreigliederung lassen sich nur Vermutungen aufstellen. Mit Gegenbaur und Henrich glaube ich diese Erscheinung auf innere Wachstumsbedingungen zurückführen zu müssen.

An dieser Stelle will ich noch die Mündung des Augenstiels

kurz berühren. Die Mündung des Augenstiels, welche in frühen Stadien ein grosses Loch darstellt, wird in späteren Stadien immer kleiner, wie man in den Abbildungen sieht, bleibt aber im Stadium des Embryo VII (Fig. 20) noch offen. Sie liegt im vorderen ventralsten Teil des Telencephalon, mündet in die Höhle desselben (und dadurch mittelbar in den III. Ventrikel), weit ventralwärts von der Hemisphärenhöhle und zwar zwischen dem Stammteil des Telencephalon (Cst) und dem zum Zwischenhirn gehörigen Chiasmawulst (Cw). Die Wand des Augenstiels geht in späteren Stadien (Embryo V, VI, VII) zum Teil in die des Telencephalon, zum Teil in die des Chiasmawulstes über. Die Grenzfurche oder Leiste zwischen dem Telencephalon und Diencephalon (die Plica telo-diencephalica) fällt in den früheren Stadien hinter die Mündung oder die Wurzel des Augenstiels; in späteren Stadien verschwindet sie in ihrer ventralen Hälfte vollständig, besonders aussen ist keine Grenzmarke zu sehen, indem die Wurzelgegend des Augenstiels sich stark vorwölbt. Innen dagegen wird der verschwundene ventrale Teil der Grenzleiste durch eine Furche (Fig. 17, Fig. 20 f) ersetzt, welche bis zur Mündung des Augenstiels reicht. Es ist also klar, dass die Mündung des Augenstiels (resp. die Wurzel) von Anfang an im Gebiet des Telencephalon liegt, und zwar an der Grenze zwischen demselben und dem Zwischenhirn. In manchen Lehr- und Handbüchern wird ein Zusammenhang der Augenblase mit dem Zwischenhirn angenommen, den ich bei meinen Modellen nicht nachweisen kann. Ich möchte besonders darauf aufmerksam machen, dass die Anheftungsstelle, welche anfangs von der Anlage des Chiasmawulstes noch entfernt war, mit der Entwickelung desselben diesem Wulst (resp. dem Zwischenhirn) immer näher kommt und dass zugleich der Übergang der ventralen Wand der Augenstielmündung zum Chiasmawulste dicker und stärker wird, während der der dorsalen vorderen Wand derselben zum Telencephalon immer dünner und schwächer erscheint.

Nach meiner oben angeführten Beobachtung glaube ich, dass die Augenblase mit ihrem Stiel nicht aus der Zwischenhirnwand, sondern aus der Wand des Telencephalon hervorgeht.

b) Das Diencephalon, Zwischenhirn.

Das Zwischenhirn liegt zwischen dem Telencephalon und dem Mesencephalon (resp. zwischen dem Sulcus telo-diencephalicus und dem Sulcus meso-diencephalicus). Unmittelbar nach der Trennung desselben vom Telencephalon bildet das Zwischenhirn eine kugelförmige Blase, welche etwas kleiner ist als das Telencephalon. Im nächsten Stadium (des Embryo III) wächst es in seiner Längsachse aus, wölbt sich dorso-lateralwärts vor und dehnt sich zugleich vorn ventralwärts aus. Die dorsale Wand des Zwischenhirns teilt sich durch eine Furche in zwei Teile, in das vordere Parencephalon und das hintere Synencephalon Kupffers, von welchen beiden das erstere den Hauptabschnitt des Zwischenhirns darstellt, während das letztere ganz schmal und bandartig erscheint. Das Synencephalon bleibt in allen Stadien mehr oder weniger in tieferer Lage zwischen dem gewölbten Mittelhirn und dem Parencephalon, entwickelt sich nur wenig weiter und behält vielmehr seine frühere Form bei. Die Furche, welche das Parencephalon vom Synencephalon trennt, ist auf die dorsale Wand beschränkt, erreicht nicht den Boden des Zwischenhirns, und bildet sich im allgemeinen schwach aus, ist jedoch deutlich (besonders in Fig. 18 und Fig. 21) erkennbar. Im folgenden Stadium (Embryo IV, Fig. 10) beginnt der vordere Teil des Zwischenhirnbodens hinter der interoptischen Furche sich ventralwärts auszubuchten; dadurch bildet sich innen eine flache Bucht, der Anfang des Infundibulum. Das Infundibulum wächst immer weiter aus, zuerst ventralwärts, dann ventralkaudalwärts und bildet aussen einen grossen stumpfen Vorsprung (Embryo V, VI, VII; Fig. 14, 16, 19), innen, dementsprechend,

einen breiten tiefen Sack, in dem der Boden des Infundibulum sich verbreitet. Die innere Bodenfläche zeigt am hintersten Ende derselben eine kleine Ausbuchtung, die dem Recessus mammillaris (His), Saccus dorsalis (Kupffer) entspricht; vorne (dicht unterhalb des Chiasmawulstes) sieht man ebenfalls eine kleine Einsenkung des Bodens, welche dem Recessus infundibuli s. basilaris (His), Sinus postopticus (Kupffer) entspricht. Dieser Recessus infundibuli ist schon in einem früheren Stadium sichtbar. Durch die starke Entfaltung des Infundibulum nimmt der Tiefendurchmesser des Zwischenhirns bedeutend zu.

Während das Zwischenhirn am Boden sich ausdehnt, geht auch an der dorsalen Wand desselben der Wachstumsvorgang in gleicher Weise vor sich. Das Parencephalon wölbt sich dorsalwärts und auch lateralwärts immer stärker vor, gewinnt mehr an Länge und Höhe als an Breite, auch das Synencephalon wächst in der Längsachse aus. Das ganze Zwischenhirn erscheint dadurch länger als das Telencephalon. Erst im Stadium des Embryo VI (Fig. 16) kommt die Epiphyse am Dach des Parencephalon zum Vorschein. Sie liegt in der Mitte der Medianlinie desselben, rückt später allmählich kaudalwärts, so dass sie im nächsten Stadium (Fig. 19) im hinteren Drittel der Medianlinie des Parencephalon zu liegen kommt. Dies beweist, dass der Wachstumsprozess im vorderen Teil des Zwischenhirns intensiver vor sich geht. Die Epiphyse ist eine kleine epitheliale Ausstülpung der dorsalen Wand des Zwischenhirns. Sie bildet sich bald zu einer nach vorne geneigten gestielten Blase aus, welche durch einen feinen Kanal in die Höhle des Parencephalon mündet.

Gleichzeitig mit der äusseren Umgestaltung des Zwischenhirns zeigt die innere Wand desselben eine interessante Veränänderung. Im Stadium, in welchem die Anlage des Infundibulum kaum angedeutet ist (Embryo III), wird zuerst auf dem

ventralen Teil der Seitenwand des Zwischenhirns ein flacher Wulst bemerkbar, welcher hinter der ventro-kaudalen Gegend der Mündung des Augenstiels beginnt und in sagittaler Richtung kaudalwärts verläuft; zu gleicher Zeit tritt auch ein kleiner mehr rundlicher Wulst in der Fortsetzung des Synencephalon auf, welcher von dem vorigen durch eine Furche getrennt ist. Dieser vordere längliche Wulst mit dem hinteren kleineren entspricht dem Hypothalamus der anatomischen Nomenklatur; zwischen den beiderseitigen Hypothalami senkt sich der Boden des Zwischenhirns schwach ein. Bald darauf dehnt sich der vordere Wulst ventral von der Mündung des Augenstiels nach vorne aus (Fig. 15), sondert sich durch eine Furche in einen vorderen und einen hinteren Teil. Der vordere Teil schreitet rasch nach der Medianlinie vor; er bildet dicht ventralwärts von der interoptischen Furche eine sich allmählich vergrössernde Verdickung; es ist dies der Chiasmawulst (Fig. 17, 20), welcher der Pars optica hypothalami der anatomischen Nomenklatur entspricht. Der hintere Teil bleibt auf dem hinteren Gebiet des Zwischenhirnbodens als ein flacher Wulst zurück und ist durch eine breite Furche vom Chiasmawulst getrennt (Fig. 15). Dieser hintere Wulst verschmilzt bald mit jenem kleinen rundlichen Wulst (Fig. 17) und stellt somit die Pars mammillaris hypothalami der anatomischen Nomenklatur dar. Etwas später als die Anlage des Hypothalamus (im Stadium des Embryo VI) tritt die Anlage des Thalamus auf. Sie besteht aus zwei Wülsten und liegt unmittelbar vorn dorsalwärts von der Pars mammillaris. Von diesen zwei dorsalen Wülsten ist der vordere grösser, befindet sich kaudalwärts von der Anlage des Corpus striatum des Telencephalon, welche durch eine flache Furche von ihm geschieden ist; der hintere dorsale Wulst ist klein und schmal und grenzt sich durch eine Furche gegen den vorderen dorsalen Wulst deutlich ab. Im Stadium des Embryo VI (oder Embryo VII) besteht die Anlage des Thalamus also aus zwei Wülsten, während

der Hypothalamus (Hypencephalon Kupffer) zwei Wülste, die Pars optica (der Chiasmawulst) und Pars mammillaris hypothalami und das Infundibulum umfasst.

Was die Zeitfolge des Auftretens der Organanlagen am Zwischenhirn anbelangt, so kann man aus dem oben Gesagten folgendes ersehen: am frühesten kommt der Trichter zum Vorschein; darauf folgt der Hypothalamus und schliesslich ungefähr gleichzeitig die Epiphyse und der Thalamus.

Bei der Vergleichung mit der von Kupffer in Fig. 246 seiner Morphogenie des Centralnervensystems (Handbuch der Entwickelungslehre der Wirbeltiere, 16. Lieferung) gegebenen Abbildung der inneren Fläche eines Hirns einer Lacerta vivipara finde ich eine grosse Ähnlichkeit der Kupfferschen Beobachtung mit meiner bei Hühnerembryonen. Die zwei dorsalen Wülste, welche ich als die Anlage des Thalamus bezeichnete, entsprechen dem vorderen und hinteren Thalamusgebiet in Kupffers Abbildung. Die Furche zwischen den beiden Wülsten wird nach ihm als Sulcus parencephalicus benannt. Diese zwei Wülste sind in seiner Abbildung in grosser Ausdehnung ausgebildet, nehmen fast die ganze innere Wand des Parencephalon ein, während sie bei meinem Objekt (Embryo VI und VII) noch klein sind. Die Furche, welche zwischen dem vorderen dorsalen Wulst (dem vorderen Thalamusgebiet Kupffers) und der Anlage des Corpus striatum beginnt und bis zu der Mündung des Augenstiels verläuft, entspricht dem Sulcus intraencephalicus anterior Kupffers, der bei Lacerta weiter dorsalwärts hinzieht. Ferner stehen der Chiasmawulst, das Infundibulum, die Furche zwischen dem Chiasma und dem vorderen dorsalen Wulst etc. in voller Übereinstimmung mit meiner Beobachtung bei Hühnern. Einen Recessus des Synencephalon, den Kupffer abbildete, kann ich bei meinem Modell nicht finden.

c) Das Mesencephalon, Mittelhirn.

Das Mittelhirn erleidet nicht so bedeutende Veränderungen, wie die bisher beschriebenen Hirnabteilungen und bewahrt im wesentlichen seine früheren Formverhältnisse. Seine Umgestaltung besteht nur in einfachen Verdickungen der Wände, besonders des Bodens und in einer ausserordentlich grossen Entfaltung der dorsalen Wand.

Das Mittelhirn bildet in früheren Stadien (Embryo II, III, IV) eine kugelförmige Blase und ist im allgemeinen kleiner, als das Telencephalon. Vom Stadium des Embryo V an wächst es in seiner Längsachse stärker und wird grösser, als das Telencephalon; seine dorsale Wand dehnt sich im Vergleich mit seinem Boden auffällig aus. Damit wandelt es sich aus einer kugelförmigen Blase in eine ellipsoidale um. Im Stadium des Embryo VII erreicht es seine höchste Ausbildung, so dass es in dem Winkel zwischen dem Vorderhirn und Rautenhirn enorm hoch hervorragt und zugleich den vordersten Teil des Rautenhirns verdeckt. Die Wände des Mittelhirns, besonders der Boden, verdicken sich immer stärker. Im Stadium des Embryo VI und des Embryo VII bildet der Boden innen einen länglichen Wulst, welcher dem Haubenwulst entspricht. Auf der äusseren Fläche des Bodens sieht man schon im Stadium des Embryo V beiderseits je eine längliche flache Erhebung, aus welcher der N. oculomotorius hervorgeht, welcher später immer stärker wird. Die Teilung der dorsalen Wand des Mittelhirns in eine rechte und eine linke Hälfte, die Lobi optici, ist im letzten Stadium, das ich untersuchte, noch angedeutet.

Ich möchte hier besonders darauf aufmerksam machen, dass das Mittelhirn sich beim Hühnerembryo zu einer viel grösseren Blase ausbildet, als beim Säugetiere und beim Menschenembryo.

d) Das Rhombencephalon, Rautenhirn.

Das Rautenhirn bildet nach der Verschmelzung der Rautenhirnneuromeren eine einfache spindelförmige Blase, welche unter den Hirnabteilungen in allen Stadien die längste ist. Diese Blase ist vom Mittelhirn durch eine tiefe Furche (Sulcus rhombomesencephalicus) abgesetzt, während sie in das Rückenmark unter einer allmählichen Verengerung übergeht.

Die Verdünnung des Daches des Rautenhirns tritt sehr früh auf. Sie beginnt im Stadium des Embryo II (Fig. 4) in der Mitte des Daches und schreitet dann kaudalwärts, kranialwärts und lateralwärts immer weiter fort. Das Dach des Rautenhirns erscheint damit, mit Ausnahme der vorderen Hälfte des Daches des Metencephalon, wo das Kleinhirn entsteht, ganz dünn, membranös, während die anderen Wände, besonders der Boden immer mehr sich verdicken. Die dünne Membran liefert später das Epithel der Tela chorioidea inferior des vierten Ventrikels.

Im Stadium des Embryo III (Fig. 5) beginnen mehrere Furchen an den beiden Seitenwänden des Rautenhirns aufzutreten, welche man die interneuromeren Furchen nennt. Sie sind in diesem Stadium noch sehr schwach und nur auf die äussere Fläche der Wände beschränkt. Im Stadium des Embryo V und VI bilden sie sich am deutlichsten und am schönsten aus. Ihre Zahl beträgt 5 Paare. Sie entsprechen den inneren Leisten (den interneuromeren Leisten). Durch die fünf Furchen und Leisten wird jede Seitenwand des Rautenhirns in sechs Abschnitte geteilt, die Neuromeren (I—VI Neuromer, von vorn nach hinten gerechnet). Das erste Neuromer liegt zwischen dem Sulcus rhombomesencephalicus und der ersten interneuromeren Furche und ist am grössten; es entspricht dem Metencephalon, Hinterhirn der anatomischen Nomenklatur, und wird auch als Kleinhirnneuromer bezeichnet, da das Kleinhirn sich aus dem vorderen dickeren

Teil der dorsalen Wand des ersten Neuromers entwickelt. Die anderen fünf Neuromeren sind einander ungefähr gleich an Grösse, aber viel kleiner, als das erste Neuromer. Sie entsprechen zusammen dem Myelencephalon, Nachhirn der anatomischen Nomenklatur. Jedes Neuromer ist aussen konvex, innen konkav; die konkaven Innenflächen entsprechen den konvexen Aussenflächen der Neuromeren.

Nach dem Stadium des Embryo VI beginnen die äusseren Furchen zu verschwinden, die entsprechenden Leisten schwächer zu werden. Im Stadium des Embryo VII sind die fünf ersteren gar nicht mehr zu sehen, während die letzteren, obwohl schwächer, noch erhalten bleiben.

Meine oben erwähnte Beobachtung über die Zahl und die Beschaffenheit der Rautenhirnneuromeren stimmt mit der Beschreibung der neueren Forscher (Beraneck, Orr, Hill und andere) vollkommen überein. Es ist nun klar, dass bei Hühnerembryonen die sekundären Rautenhirnneuromeren erst im Stadium des Embryo III aufzutreten beginnen, in dem des Embryo V und VI am deutlichsten erscheinen, aber im darauffolgenden Stadium wieder allmählich verschwinden.

Auf der äusseren Seitenwand des Rautenhirns treten die verschiedenen Ganglien der Hirnnerven in sehr früher Zeit auf. Man bemerkt schon im Stadium des Embryo I die Anlage des Ganglion acustico-faciale; darauf folgen die Anlagen des Ganglion trigemini und glosso-pharyngeum (im Stadium des Embryo II). Beraneck fand zuerst bei Embryonen von Hühnchen und Lacerta agilis, dass die Hirnnerven in einer gewissen Beziehung zu den Neuromeren stehen. Ich kann auch bei meinen Modellen seine Beobachtung bestätigen. Wie in meiner speziellen Beschreibung oftmals erwähnt, steht nämlich das Trigeminusganglion mit dem zweiten Neuromer in Zusammenhang, das Ganglion acustico-faciale mit dem vierten, das Ganglion glosso-pharyngeum mit dem sechsten. Das in der früheren

Stadien kleine Ganglion glosso-pharyngeum vergrössert sich im Stadium des Embryo VII sehr bedeutend, erstreckt sich über das Gebiet des sechsten Neuromers hinaus und bildet damit eine grosse Nervenzellenmasse, aus welcher zwei Nervenbündel treten (in der Fig. 19 kurz abgeschnitten gezeichnet). Ich halte diese grosse Nervenzellenmasse für die Verschmelzung des Ganglion glosso-pharyngeum mit dem Vagusganglion. Den Zusammenhang des Abducens mit dem fünften Neuromer konnte ich in meinem Modell nicht finden.

Die Ohrgrube, welche mit ihrer Mitte der fünften äusseren interneuromeren Furche gegenübersteht, zeigt sich schon im Stadium des Embryo I als eine schwach vertiefte Epithelverdickung. Sie bildet im Stadium des Embryo V eine geschlossene birnförmige Blase, welche ihre Lagebeziehung zum entsprechenden Neuromer stets beibehält.

An dieser Stelle möchte ich mich über die im Verlauf meiner Arbeit berührte Neuromerie des Hirns im Zusammenhang kurz äussern. Wie Kupffer empfahl, erscheint es mir zweckmässig, die Neuromeren entsprechend der Zeit ihres Auftretens in primäre und sekundäre zu scheiden: ich will die vor und kurz nach der Schliessung der Hirnröhre auftretenden Neuromeren als die primären und die nach der vollständigen Schliessung derselben erscheinenden als die sekundären bezeichnen. Ich habe bei der speziellen Beschreibung erwähnt, dass das Vorderhirn im Stadium des Embryo II durch eine Furche in zwei Teile, das Telen cephalon und Diencephalon zerfällt, welch letzteres im folgenden Stadium durch eine schwache Furche wieder in zwei Abschnitte, das Parencephalon und Synencephalon sich teilt. So sind aus dem Vorderhirn drei hintereinander folgende Hirnabschnitte entstanden. Diese drei Hirnabschnitte sind als die sekundären Neuromeren des Vorderhirns anzusehen. Das Mittelhirn bleibt nach der Schliessung der Hirnröhre einfach. Das Rautenhirn teilt sich vom Stadium des Embryo III an durch das Auftreten

der sechs Furchen (und Leisten) in sechs Neuromeren, wie ich soeben erwähnt habe. Es sind dies die sekundären Neuromeren des Rautenhirns. Im ganzen unterscheide ich drei Neuromeren im Vorderhirn, sechs im Rautenhirn, was mit der Beobachtung der anderen neueren Forscher übereinstimmt.

Ich will nun untersuchen, ob man diese sekundären Neuromeren mit den primären identifizieren könne. Ch. Hill beobachtete bei Hühnerembryonen mit 1—6 Urwirbeln, dass die offene Medullarplatte und die in der Schliessung begriffene Hirnröhre aus je elf Paar primären Neuromeren bestehen, von denen drei auf das Vorderhirn, zwei auf das Mittelhirn und sechs auf das Rautenhirn fallen und dass später diese primären Neuromeren zuerst am Vorderhirn und dann am Mittelhirn zu verschwinden beginnen. So sah er bei Embryonen mit elf Urwirbeln drei Hirnblasen, die Vorderhirnblase, die Mittelhirnblase und eine dritte Blase (welche durch Verschmelzung der zwei Neuromeren entstanden ist) und vier darauffolgende kleinere Neuromeren. Bei der Seitenansicht war am Mittelhirn und an der dritten Blase noch ihre Zusammensetzung aus je zwei Neuromeren zu erkennen, während die Vorderhirnblase vollständig eine einheitliche Blase bildete. Ich habe vorher bei der „Gliederung des Hirns" erwähnt, dass die zum Mittelhirn gehörigen zwei Blasen meines Objektes (mit 12 Urwirbeln) den zwei Neuromeren von Hill, die vierte bis achte Blase meines Objektes den sechs primären Rautenhirnneuromeren von Hill entsprechen. Vergleicht man nun zuerst diese primären Rautenhirnneuromeren mit den sekundären, so kommt man sofort zu der Erkenntnis, dass sie bezüglich der Zahlen-, Grössen- und Lageverhältnisse einander gleichen. Somit kann man die ersteren mit den letzteren wohl identifizieren. Dagegen ist es schwer, die Frage zu beantworten, ob die drei primären Neuromeren des Vorderhirns mit den genannten sekundären vergleichbar seien. Nach Hill verkleinert sich das erste Neuromer des Vorderhirns,

welches in sehr frühem Stadium mit den anderen Neuromeren an Grösse gleich war, allmählich, so dass es ein wenig vor dem Auftreten der Augenblasen nicht mehr mit den anderen vergleichbar ist, während das erste sekundäre Neuromer (das Telencephalon) das Gegenteil zeigt; das zweite Neuromer von Hill liefert auf seiner lateralen Wand die primitive Augenblase, was bei dem zweiten sekundären Neuromer (dem Parencephalon) nicht der Fall ist. Die von Weber beobachteten Neuromeren am Vorderhirn stehen in näherer Übereinstimmung mit den sekundären. Er verfolgte die Segmentation bei Fasanen- und Hühnerembryonen von dem Stadium, in welchem Hill die drei Segmente nicht mehr unterscheiden konnte und fand drei grössere Neuromeren des Vorderhirns, von denen das erste Neuromer das Telencephalon, das zweite das Parencephalon und das dritte das Synencephalon liefert. Da das erste (grössere) Neuromer nach Weber ausser den Hemisphären, Augenblasen noch den ventralen Sinus des Infundibulum bilden sollte, so würde es dem ganzen Gebiet des Telencephalon von His entsprechen, was gerade mit den von mir beobachteten nicht übereinstimmt (siehe „Grenze des Hirns").

Aus dem oben Angeführten kann man leicht ersehen, dass man am Vorderhirn die drei primären Neuromeren mit den sekundären (d. i. dem Telencephalon, Parencephalon und Synencephalon) noch nicht identifizieren kann. Dazu bedürfte es noch genauerer Untersuchungen.

D. Zusammenfassung.

Fasse ich die Resultate meiner Untersuchungen zusammen, so hat sich folgendes ergeben:

1. Das Hirn gliedert sich zuerst in drei Blasen, die Vorderhirnblase, Mittelhirnblase und Rautenhirnblase; unmittelbar nach dieser dreifachen Gliederung folgt eine vierfache, indem die Vorderhirnblase in das Telencephalon und das Diencephalon zerfällt. Die dadurch entstandenen 4 Glieder (das Telencephalon, Diencephalon, Mesencephalon und Rhombencephalon bleiben stets als solche bestehen, sie sind die ursprünglichen einander homologen Hauptabteilungen des Hirns.

2. Das Telencephalon entsteht ursprünglich durch eine weitere Längsgliederung des Hirns und ist keine partielle sekundäre Bildung, wie das Kleinhirn und Infundibulum.

3. Die dreifache Gliederung des Hirns geschieht ursprünglich nicht zu gleicher Zeit, sondern das Vorderhirn tritt zuerst auf, dann das Mittelhirn, endlich das Rautenhirn, indem ein jedes von diesen drei durch Verschmelzung je eines entsprechenden Komplexes von Neuromerenblasen entsteht.

4. Das Rautenhirn bildet von Anfang an (nach der Verschmelzung von den 6 Rautenhirnneuromeren) eine einheitliche Blase. Eine natürliche Gliederung desselben in zwei Blasen, die Hinterhirn- und Nachhirnblase findet nicht statt. Die Bezeichnung „Hinterhirn, Nachhirn“ ist keine genetische, sondern nur eine konventionelle.

5. In Bezug auf die genetische Hirnachse kann ich nur drei Hirnkrümmungen unterscheiden, die Scheitelkrümmung (vordere und hintere), Nackenkrümmung und Brückenkrümmung. Die Hakenkrümmung von His und die Kopfbeuge Mihalkovics haben darauf keine Beziehung. Die Scheitelkrümmung tritt am frühesten auf. Sie ist schon im Stadium des Embryo II (Bebrütung 44 Stunden) schwach angedeutet, kommt im Stadium des Embryo III (Bebrütung 46 Stunden) deutlich zum Ausdruck und erreicht im Stadium des Embryo VI (Bebrütung 74 Stunden) ihre höchste Ausbildung, bei welcher der Winkel zwischen dem Vorderhirn und dem Mittelhirn ungefähr ein rechter wird. Die

Nackenkrümmung tritt etwas später auf: sie erreicht im Stadium des Embryo VI ihren höchsten Grad, wo der Winkel zwischen dem Rautenhirn und dem Rückenmark auch fast ein rechter ist. Die Brückenkrümmung kommt bei Hühnerembryonen am spätesten zum Vorschein. Erst im Stadium des Embryo VII (Brütestunden: 94) nimmt sie nur die Form einer leichten ventralwärts konvexen Vorwölbung des Rautenhirnbodens an.

6. Ich habe die Grenzen zwischen den vier Hauptabteilungen des Hirns auf Grund meiner Modelle wie folgt bestimmt:

a) Die natürliche Grenze zwischen dem Telencephalon und Diencephalon wird gegeben: durch den Sulcus (innen die entsprechende Leiste) telo-diencephalicus, die interoptische Furche (innen) und die von der Augenstielmündung bis zum ventralen Ende der vorspringenden Plica telo-diencephalica ziehende Furche (innen).

b) Die Grenze zwischen dem Zwischenhirn und dem Mittelhirn wird durch diejenige Linie bestimmt, welche der Plica meso-diencephalica entlang herunterläuft und hinter das Tuberculum post. gelangt. Die Commissura post. kann (an Schnitten) als dorsale Grenze zu Hilfe genommen werden (vom Stadium des Embryo V an).

c) Die Grenze zwischen dem Mesencephalon und Rhombencephalon wird gegeben: durch den Sulcus (resp. Plica) rhombomesencephalicus. Da die Fortsetzung dieser Furche am Boden fehlt, so wird hier die „hintere Mittelhirngrenze“ von Burckhardt (der Isthmusbucht von His) als Anhaltspunkt für die Grenzbestimmung genommen, weil sie dicht vor dem Ende der Plica rhombo-mesencephalica liegt.

7. Das Grosshirn tritt ursprünglich (d. h. in der Zeit, wo das Telencephalon sich erst vom Diencephalon getrennt hat) als eine unpaare Blase auf; unmittelbar darauf beginnt die dorsale Wand des Grosshirns (des Telencephalon) sich in drei Teile zu differenzieren, in einen unpaaren mittleren dünneren Teil und

in zwei dicke Seitenwände. Dieser mittlere Teil grenzt sich durch je eine Furche scharf ab. Indem der anfangs gewölbte mittlere Teil sich, unter allmählicher Reduktion, einsenkt und die zwei dicken Seitenwände sich dorso-lateralwärts immer mehr ausbuchten, sondert sich endlich die dorsale Wand des Telencephalon in die zwei getrennten Hemisphärenblasen und einen mittleren reduzierten unpaaren Teil. Es ist also klar, dass dieser definitiven Dreigliederung des Telencephalon das Übergangsstadium vorangeht, in welchem die unpaare Grosshirnblase sich in einen dünnen unpaaren (gewölbten) mittleren Teil und die zwei dicken Seitenwände differenziert. Über die Ursache der Dreigliederung kann ich der Hemmungstheorie von His und der Hirnsicheltheorie von Mihalkovics nicht beistimmen. Sie muss jedenfalls in inneren Wachstumsbedingungen des Hirns gesucht werden.

Hiermit erledigen sich die Fragen nach der ersten Anlage des Grosshirns und nach dem Vorgang des Paarigwerdens der Hemisphären.

8. Das Telencephalon besteht aus dem Hemisphärenteil und dem Stammteil. Der erstere, welcher sich aus der dorsalen Wand des Telencephalon entwickelt, liegt dorsalwärts von der genetischen Hirnachse, während der letztere die ventrale Lage zu derselben annimmt.

9. Die Augenblase mit ihrem Stiel geht nicht aus der Zwischenhirnwand hervor, sondern aus der Wand des Telencephalon. Der Zusammenhang des Sehnerven mit dem Zwischenhirn ist jedenfalls eine spätere Erscheinung.

10. Ich habe bei Hühnerembryonen auch am Prosencephalon drei Neuromeren, das Telencephalon, Parencephalon und Synencephalon, und am Rhombencephalon sechs Neuromeren beobachtet. Es sind dies die sekundären Neuromeren des Hirns. Was die Frage nach der Identität dieser sekundären Neuromeren mit den primären anlangt, so bin ich zu der Ansicht gekommen,

dass die 6 primären Rautenhirnneuromeren sich mit den sechs sekundären decken; betreff der Beziehung der 3 primären Vorderhirnneuromeren zu den 3 sekundären bedarf es noch weiterer Untersuchungen.

11. Allgemeine Umgestaltungen der einzelnen Hirnabteilungen.

Das Telencephalon und Diencephalon sind während des Wachstums grossen mannigfaltigen Umänderungen unterworfen, während das Mittelhirn und Rautenhirn in der Hauptsache keine bedeutenden Veränderungen erleiden (siehe Kapitel „Zusammenstellung und Erläuterung", 4).

Zum Schlusse meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Stöhr und dem früheren Prosektor des anatomischen Instituts Würzburg, jetzigen a. o. Professor der Anatomie in Greifswald, Herrn Dr. Peter, unter deren Leitung meine Untersuchungen ausgeführt wurden, meinen besten Dank für die mir erwiesene Unterstützung auszusprechen.

Würzburg, Oktober 1905.

Litteraturverzeichnis.

1. Baer, K. E., Entwickelungsgeschichte der Tiere. II. Teil. Königsberg 1837.
2. Balfour, J. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie 1880—1882
3. Burckhardt, R., Der Bauplan des Wirbeltiergehirns. Morphologische Arbeiten. 1894.
4. Beraneck, E., Etudes sur les replis médullaires du poulet. Recueil zool. Suisse. 1887.
5. — Recherches sur le developpement des nerves craniaux chez les Lezardes. Recueil zool. Suisse. 1884.
6. Gegenbaur, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1899.
7. Goette, A., Entwickelungsgeschichte der Unke. 1875.
8. Henrich, G., Untersuchungen über die Anlage des Grosshirns beim Hühnchen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphologie u. Physiologie. Bd. 12. 1897.
9. Hill, Ch., Primary Segmente of the vertebrate Head. Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
10. — Development History of primary Segments of the vertebrate Head. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 13. 1900.
11. Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte. 1902.
12. His, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibs. 1868.
13. — Über die Gliederung des Hirns (1869 mitgeteilt). Verhandlungen der naturf. Ges. in Basel. Bd. 5. 1873.
14. — Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgeschichte. 1892.
15. — Vorschläge zur Einteilung des Gehirns. Arch. f. Anat. u. Phys. 1893.
16. — Über das frontale Ende und der natürlichen Einteilung der Hirnröhre. Arch. f. Anat. u. Phys. 1893.
17. — Unsere Körperform. 1874.
18. — Die anatomische Nomenklatur. 1895.
19. Keibel, Normentafel zur Entwickelungsgeschichte des Huhns. 1900.
20. Koelliker, A., Entwickelungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. I. Aufl. 1861. II. Aufl. 1879.

21. Kupffer, K. v., Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 1. Heft: Die Entwickelung des Kopfes von Acipenser sturio an Medianschnitten untersucht. 1893.
22. — Die Morphogenesis des Centralnervensystems (im Handbuch der vergl. und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere, herausgegeben von O. Hertwig. 14/15. Lieferung 1903. 16. Lief. 1903, 21/22. Lief. 1905).
23. Kupffer, K. und B. Benecke, Photogramme zur Ontogenie der Vögel. 1879.
24. Mihalkovics, V. v., Entwickelungsgeschichte des Gehirns. 1877.
25. Rabl, C., Bemerkungen über die Segmentierung des Hirns. Zool. Anz. Bd. 8. 1885.
26. Remak, R., Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. 1855.
27. Reichert, C. B., Der Bau des menschlichen Gehirns. Huhn II. T. 1861.
28. Tiedemann, F., Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns. 1816.
29. Van Wijhe, J. W., Über den vorderen Neuroporus und die phylogenetische Funktion des Canalis neuroentericus der Wirbeltiere. Zool. Anz. 1884.
30. Weber, A., Contribution à l'étude de la métamerie du cerveau anterieur chez quelques Oiseaux. Arch. d'Anatomie microscop. 1900.
31. Zimmermann, K. W., Über die Metamerie des Wirbelkopfes. Verh. Anat. Ges. 1891.

Figurenerklärung.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

Au Augenblase.
Aus Augenstiel.
Aum Mündung des Augenstiels.
Cst Corpus striatum.
Cw Chiasmawulst.
D Diencephalon, Zwischenhirn.
d Dachplatte.
Etd Eminentia (Plica) telo-diencephalica.
Emd Eminentia (Plica) meso-diencephal.
Erm Eminentia (Plica) rhombo-mesencephalica.
E Epiphyse.
F Furche.
Gt Ganglion trigemini.
Gacf Ganglion acustico-faciale.
Ggp Ganglion glosso-pharyngeum.
Ggpv Ganglion glosso-pharyngeum + vagi.
gf, gl Grenzfurche, -Leiste zwischen dem Parencephalon u. Synencephalon.
Hb Haubenwulst.
Hm Hemisphäre.
Hth Hypothalamus.
iof interoptische Furche.
Is Isthmus.
I Infundibulum.
Lt Lamina terminalis.
M Mesencephalon.
Mt Metencephalon.
Ml Myelencephalon.
Nkr Nackenkrümmung.
om Oculomotorius.
o Ohrgrube, Ohrblase.
P Prosencephalon.
Pe Parencephalon.
Pm Pars mammillaris hypothalami.
Ro Recessus opticus.
Rn Recessus neuroporicus.
Rm Recessus mammillaris.
Ri Recessus infundibuli.
R Rhombencephalon.
Std Sulcus telo-diencephalicus.
Smd Sulcus meso-diencephalicus.
Srm Sulcus rhombo-mesencephalicus.
Se Synencephalon.
Skr Scheitelkrümmung.
Ttr Torus transversus.
To Torus opticus.
Tp Tuberculum post.
T Telencephalon.
I, II, III, IV, V, VI Neuromeren des Rautenhirns.
1, 2, 3, 4, 5, 6 interneuromere Furchen oder Leisten des Rautenhirns.

Tafel 19/20.

Auf den Abbildungen sind die Modelle von der äusseren und inneren Fläche dargestellt und zwar wurde jedes Mal die äussere Fläche der linken resp. die innere der rechten Modellhälfte gezeichnet. Die Figg. 18 und 21 bilden hiervon eine Ausnahme; sie zeigen die dorsale Ansicht des vorderen Teils je eines ganzen Modells. Die sämtlichen Schnittbilder sind bei 60facher Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 1 und Fig. 2 stellen das Modell des Embryo I bei 60facher Vergrösserung dar.

Fig. 1. Zeigt die äussere Ansicht des Modells. Pv Plica encephali ventralis, Bl Basilarleiste. 1—8 Blasen der Hirnröhre.

Fig. 2. Die innere Ansicht desselben Modells. 1—8 Höhlen der 8 Hirnblasen.

Figg. 3 und 4 geben das Modell des Embryo II bei 60facher Vergrösserung wieder.

Fig. 3. Von aussen gesehen.

Fig. 4. Von innen.

Figg. 5 und 6. Das Modell des Embryo III, Vergrösserung 40fach.

Fig. 5. Von der Aussenseite.

Fig. 6. Von der Innenseite.

Fig. 7. Querschnitt durch den hinteren Teil des Telencephalon desselben Modells.

Fig. 8. Querschnitt durch den mittleren Teil des Telencephalon desselben Modells.

Fig. 9. Querschnitt durch den hinteren Teil des Telencephalon desselben Modells. Sw Seitenteil (Seitenwand) des Telencephalon, Mc Mesenchym, f Furche zwischen den Seitenwänden und der Dachplatte.

Figg. 10 und 11. Das Modell des Embryo IV, 40fach vergrössert.

Fig. 10. Von aussen.

Fig. 11. Von innen.

Fig. 12. Querschnitt durch den mittleren Teil des Telencephalon desselben Modells.

Fig. 13. Querschnitt durch den vorderen Teil des Telencephalon desselben Modells.

Tafel 21/22.

Figg. 14 und 15. Modell des Embryo V, Vergrösserung 30fach.

Fig. 14. Äussere Ansicht. No Stelle des Oculomotoriuskerns.

Fig. 15. Innere Ansicht.

Figg. 16, 17 und 18. Das Modell des Embryo VI, 20fach vergrössert.

Fig. 16. Von aussen gesehen.

Fig. 17. Von innen.

Fig. 18. Dorsalansicht des Vorder- und Mittelhirns. w Wölbung der Augenstielwurzel.

Figg. 19, 20 und 21. Das Modell des Embryo VII, 15fach vergrössert.

Fig. 19. Von aussen.

Fig. 20. Von innen.

Fig. 21. Dorsalansicht des Vorder- und Mittelhirns. z Wölbung des Bodens der Dachplatte.

Figg. a, b, c, d, e, f, g zeigen die Grössenverhältnisse der 7 Embryonen und sind alle 10fach vergrössert.

Aus dem anatomischen Institut in Göttingen.

BEITRAG

ZUR

KENNTNIS VOM FEINEREN BAU DER BLUTGEFÄSSE

DER

ÄUSSEREN MÄNNLICHEN UND WEIBLICHEN GENITALIEN.

VON

J. GOLOWINSKI
AUS RJASAN IN RUSSLAND.

Mit 3 Abbildungen im Text und 10 Figuren auf den Tafeln 23/24.

Es ist allgemein bekannt, dass an manchen Stellen des menschlichen Körpers der Bau der Blutgefässe von dem allgemeinen Typus durch gewisse Eigentümlichkeiten abweicht, wie es eben die physiologische Funktion der versorgten Organe oder die topographische Lage des Gefässes selbst mit sich bringt. Bei der Funktion der äusseren Geschlechtsorgane des Mannes, wie des Weibes, ist die Beteiligung der Blutgefässe besonders ausgeprägt. Es ist aus diesem Grunde schon von vornherein daran zu denken, dass diese Gefässe interessante Verhältnisse darbieten könnten. Die Arbeiten von v. Ebner, Benda und Eberth haben denn auch dafür die Bestätigung gebracht. Sie haben gezeigt, dass die Arterien und die Venen der männlichen äusseren Genitalien in histologischer Beziehung Eigentümlichkeiten aufweisen, welche im engsten Zusammenhang mit der Funktion dieser Organe stehen. Schon Stilling sagt[1]) (S. 15): „Die Arterien des Corpus spongiosum zeigen ein eigentümliches charakteristisches Verhalten, wie solches, ausser dem Corpus cavernosum penis, meines Wissens in keinem anderen Teile des menschlichen Körpers beobachtet wird. Dieselben sind nämlich von eigentümlichen organischen Längsmuskelbündeln begleitet, welche sich, in verschiedenen Entfernungen, in die Wandungen der Arterien inserieren und so gleichsam ein be-

[1]) Stilling, B., Die rationelle Behandlung der Harnröhrenstrikturen. Kassel 1870—72. Arch. f. Chirurgie. Bd. 22. S. 15.

sonderes System von Längsfaserbündeln der Arterien bilden." Weiter heisst es auf S. 17: „Man sieht auf Querschnitten die Durchschnittsflächen der organischen Muskelbündel in unmittelbarer Verbindung und Vermischung mit den Muskelfasern der mittleren Arterienhaut, und auf Längsschnitten sieht man einzelne Längsfaserbündel, dünnere und dickere, ebenso unzweideutig in die Muskelhaut des Arterienrohres übergehen." Die Abbildungen zeigen, dass es sich um Faserbündel handelt, welche im wesentlichen in der Adventitia der Arterien verlaufen.

Eine andere Einrichtung ist die von v. Ebner beschriebene. Er sagt[1]), dass die Innenhaut der Arterien, aus deren Verzweigung die Rankenarterien hervorgehen, schon an Ästen unter 1 mm Durchmesser von Stelle zu Stelle eine am Querschnitt halbkreisförmige Verdickung zeigt, in welcher längsverlaufende Muskelfasern vorkommen. „An der Basis der Verdickung spaltet sich die elastische Innenhaut. Das eine Blatt derselben zieht unter der Verdickung weiter, das andere überzieht die Verdickung unmittelbar unter dem Endothel. An den Abgangsstellen von Ästen bilden diese Verdickungen förmliche Klappen, welche sich gegen den Blutstrom stellen können und in dem Falle, wenn die starken Ringmuskeln der Arterien zusammengezogen und zugleich die Längsmuskeln der Verdickung kontrahiert sind, wohl einen vollkommenen Verschluss des Arterienrohres bewirken mögen. Die Verdickungen der Innenhaut finden sich noch in grosser Zahl an den eigentlichen Rankenarterien."

In dem gleichen Jahre hat Benda[2]) von seinen Untersuchungen über die Vena dorsalis penis berichtet. Er findet an

[1]) Ebner, V. v., Über klappenartige Vorrichtungen in den Arterien der Schwellkörper. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 14. Vers. Pavia 1900. S. 79 und A. Koellikers Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. 3. Bd. von V. v. Ebner. Leipzig 1902. S. 487.

[2]) Benda, C., Über den Bau der Vena dorsalis penis. Verhandlungen d. anat. Gesellsch. 16. Versammlung. Halle 1902. S. 220.

ihr einen Abschnitt von verschiedener Länge, welcher im ganzen der Strecke zwischen Ligamentum transversum pelvis und dem Austritt aus dem Ligamentum suspensorium entspricht und welcher ganz wie eine Arterie aussieht. Er enthält im Inneren ein langgestrecktes Netz von Balken. Untersucht man diesen Abschnitt mikroskopisch, dann findet man innerhalb der dünnen Media erst eine im wesentlichen bindegewebige „Subintima“ und dann die Intima, deren Wülste ausser den diese letztere charakterisierenden elastischen Elementen vorwiegend aus glatten Muskelzellen bestehen, welche zumeist longitudinal verlaufen. Eine Abbildung[1]), welche er schon früher ohne nähere Beschreibung gegeben hatte, zeigt, dass es sich um Verhältnisse handelt, welche den von v. Ebner aus den Arterien beschriebenen sehr ähnlich sind. Er erklärt die Einrichtung für einen muskulösen Apparat, der durch seine Anordnung befähigt ist, einerseits das Lumen der Vena dorsalis zu verengern und anderseits die Einmündungsstellen der einlaufenden Venae cavernosae völlig zu verschliessen. Eberth[2]) bestätigt vollständig die Ebnerschen Angaben für die Arterien und spricht von einer Elastica interna, Elastica externa und dem zwischen beiden liegenden Intimapolster. Er findet solche Polster nicht nur im Bulbus urethrae und den Arteriae helicinae, sondern begegnet ihnen auch an manchen Arteriae nutritiae der Balken, in den Arterien des Schwellkörpers der Harnröhre und den subfascialen Arterien des Penis. In den Venen findet er die von Benda beschriebenen Verdickungen auch weiter verbreitet, wie es dieser Autor angiebt und zwar in den Venae profundae. Sie besitzen nur ein feinmaschiges Netz dünner elastischer Fasern und nicht die kräftigen Lamellen der Arterien, auch fehlt ihnen eine

---

1) Benda, C. u. Paula Günther, Histolog. Handatlas. Leipzig und Wien 1895. Taf. XI. Fig. 1.

2) Eberth, C. J., „Die männlichen Geschlechtsorgane“. 12. Lieferung des Handbuches der Anatomie des Menschen, herausgegeben von Professor K. v. Bardeleben. 1904.

eigentliche elastische Intima. Die Abbildung gleicht vollkommen der von Benda und Günther.

Mit diesen wenigen Angaben ist die Litteratur des Gegenstandes erschöpft. Besonders existiert meines Wissens über die histologische Struktur der Blutgefässe der weiblichen äusseren Geschlechtsorgane (Labia majora et minora, Clitoris et Bulbi vestibuli) keine einzige Arbeit, wenigstens konnte ich bei sorgfältigstem Suchen keine solche finden.

Wenn man die positiven Resultate der Untersuchungen der oben erwähnten Autoren in Erwägung zieht und dabei die Analogie zwischen den männlichen und weiblichen Genitalien bedenkt, dann kommt man zu der naheliegenden Vermutung, dass auch beim Weibe ähnliche Strukturverhältnisse der Gefässe vorhanden sein können, ja vorhanden sein müssen. Das war der Ausgangspunkt dieser Untersuchungen, zu welchen ich von Herrn Prof. Merkel veranlasst wurde.

Ehe jedoch die weiblichen Genitalien untersucht wurden, war es nötig, die über die histologische Struktur der Blutgefässe des männlichen Gliedes gemachten Angaben zu prüfen und es ist mitzuteilen, was meine eigenen Untersuchungen mit den älteren Befunden Übereinstimmendes und von ihnen Abweichendes ergeben haben.

Bevor ich jedoch an die eigentliche Beschreibung der Beobachtungen gehe, will ich nicht versäumen, ganz kurz zu erwähnen, dass das Material in Zenkers Flüssigkeit fixiert, in Celloidin eingebettet und 10μ dick geschnitten wurde. Die Färbung der Schnitte geschah meistens mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain oder mit Eosin-Hämatoxylin, weil alle anderen Methoden, besonders für die oft schwierige Erkennung der glatten Muskelfasern, weniger leisteten. Zum Nachweis der elastischen Elemente wurde die Elastinfärbung nach Weigert verwendet. Die Untersuchung wurde serienweise vorgenommen.

I. Männliche Genitalien.

Was nun zuerst die Arterien des männlichen Gliedes betrifft, so ist den Angaben ihres Entdeckers von Ebner über die Struktur der polsterartigen elastisch-muskulösen Verdickungen ihrer Wand nichts beizufügen.

Eberth bestreitet mit Recht die von v. Ebner angegebene beschränkte topographische Verteilung: er sah sie — wie erwähnt — auch an den Balkenarterien (Arteriae nutritiae), an den Arterien des Schwellkörpers der Harnröhre und den subfascialen Arterien des Penis, wo mir der Nachweis auch überall gelang. Doch besteht in den Angaben Eberth's ein kleiner Widerspruch. Auf S. 215 („Die männlichen Genitalien") sagt er: die Polster „finden sich auch an ... und den subfascialen Arterien des Penis", während er auf S. 246, letzte Zeile — dies kategorisch verneint: „Den subfascialen Arterien fehlen diese Verdickungen der Innenhaut". Meine Beobachtungen konnten die Existenz der Polster bei den subfascialen Arterien nachweisen und nicht nur bei ihnen, sondern sogar auch bei den subkutanen Arterien (Taf. 23, Fig. 1). Dabei möchte ich bemerken, dass es mir nicht zweckmässig erscheint, mit Eberth (S. 216, 217) bei den Arterien, welche diese Intimaverdickungen haben, das innere Blatt der Elastica interna als Elastica interna und die eigentliche Fortsetzung der Elastica interna, als Elastica externa zu benennen. Nach der gewöhnlichen Bezeichnung ist die Elastica externa die nach aussen von der Media gelegene elastische Haut, und die nach innen von ihr liegende Membran heisst — Elastica interna. Die von Eberth gewählte Verwendung dieser Namen muss irre führen.

Wir wissen von v. Ebner, dass die Verdickungen der Intima hauptsächlich längsverlaufende glatte Muskelfasern enthalten. Dieselben stammen, wie ich mich an den Serienpräparaten überzeugt habe, aus der Media circularis selbst, in-

dem die einzelnen Fasern aus der Ringsfaserschicht an einer Stelle, wie es auf dem untenstehenden Schema (Fig. a) gezeigt ist, heraustreten und in die Längsrichtung umbiegen. Sie verlaufen dann eine kleine Strecke longitudinal, verdicken dabei die Arterienwand und kehren endlich wieder in den Ringverlauf zurück. Ein solches Verhalten hat nichts Überraschendes, da wir wissen, dass dergleichen Übergänge glatter Muskelfasern aus einer Verlaufsrichtung in die andere in anderen Organen oft vorkommen.

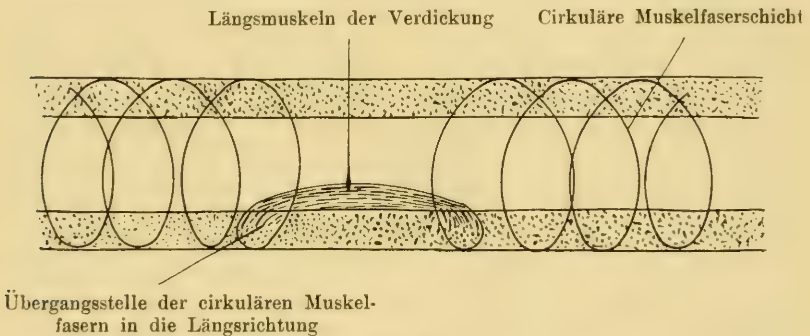


Fig. a.

Schema.

Arterie längs dargestellt. Bildung der klappenartigen Vorrichtungen, indem die cirkulären Muskelfasern in die Längsrichtung streckenweise übergehen.

Schon v. Ebner spricht von Verdickungen an der Abgangsstelle von Ästen. Auch ich habe solche besonders an den Arteriae dorsales penis subfasciales beobachtet. Ausserdem fanden sich jedoch auch solche, die von v. Ebner nicht erwähnt wurden: vor der Abzweigung findet sich die Spaltung der Elastica interna; dazwischen liegen, mit deutlichen elastischen Fasern gemengt, parallel der Media verlaufende Bündel glatter Muskelfasern, die wallartig aufgelagert sind und die bis zu der Abzweigungsstelle selbst gehen, hinter welcher sie sich wieder verlieren. Von besonderem Interesse ist es, was v. Ebner nicht erwähnt, dass das Endothel, welches das Polster überzieht, nicht

unbeträchtlich verdickt ist. An der Abzweigungsstelle selbst werden diese Bündeln zu steil vorspringenden Wülsten und damit sind in der That förmliche klappenartige Vorrichtungen gegeben, welche imstande sein dürften, den Verschluss der Arterien, wie die Ebner'schen, herbeizuführen (Taf. 23, Fig. 2). Die nebenstehende (Figur b) giebt ein Schema des beschriebenen Verhaltens.

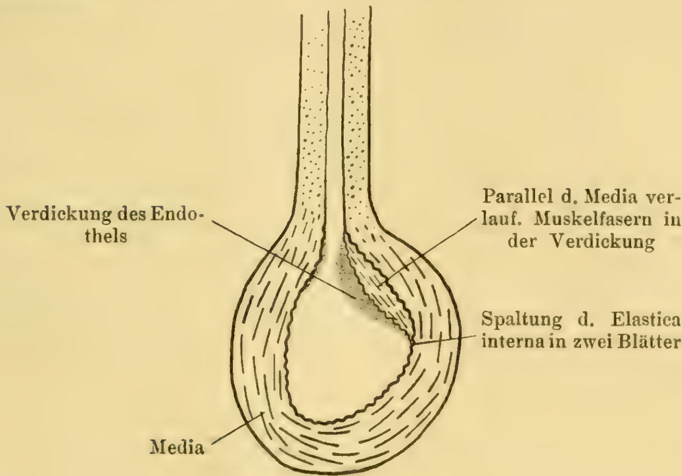


Fig. b.
Schema.
Arterie, quer. Abzweigungsstelle.

Es wurde schon erwähnt, dass auch die Arterien des Corpus cavernosum urethrae die Ebner'schen Intimaverdickungen haben (Taf. 23, Fig. 3), nur sind sie hier nicht so zahlreich vorhanden, wie an den Arterien des Corpus cavernosum penis. An ihnen, besonders an denen grösseren Kalibers ist noch zu sehen, dass sie gerade da, wo keine Intimapolster vorhanden sind, von verschieden starken Längsmuskelzügen begleitet werden. Es sind dies dieselben Bündel, welche Stilling bei den Hauptarterien des Bulbus corporis cavernosi urethrae gesehen hat. Seine Angabe, dass sie in der Ringsfaserschicht enden, konnte ich jedoch nicht bestätigen; allerdings liegen sie da und dort der

Cirkulärfaserschicht unmittelbar auf (Taf. 23, Fig. 4). Die Mehrzahl der Längsmuskeln dürfte nach Eberth dem Stroma zugehören. Ob diese Bündel der Arterienwand selbst, oder dem umgebenden Stroma angehören, ist wohl nicht von ausschlaggebender physiologischer Bedeutung; die Hauptsache ist, dass sie nur dicht an der Media sitzen und durch ihre Kontraktionen eine Wirkung auf die Gefässe ausüben, welche in Bezug auf die lokale Cirkulation des Blutes dasselbe leistet, wie die klappenartigen Vorrichtungen.

Die Venen des Penis sind, wie die Arterien, durch die stärkere Entwickelung ihrer Muskulatur ausgezeichnet, wie dies Benda von der Vena dorsalis penis ausführlich beschrieben hat. Ihre Intima verhält sich wie die der Schwellkörperarterien, nur ist die Verdickung viel stärker ausgebildet, als bei diesen, sie weicht auch von diesen noch darin ab, dass das elastische Gewebe der polsterartigen Erhebungen hinter dem der Arterien zurückbleibt.

II. Weibliche Genitalien.

Die Labia majora und Nymphen werden, wie es bekannt ist, hauptsächlich von den Arteriae labiales posteriores, welche von der Arteria pudenda interna herstammen, versorgt, nur zu dem vorderen Teil der grossen Schamlippen wird noch Blut durch die Arteriae labiales anteriores — aus der Arteria pudenda externa entspringend — zugeführt. Ich habe meine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die ersteren gelenkt; dieselben zeichnen sich erstens durch eine in ihrem ganzen Verlauf stark entwickelte muskulöse Media aus, und zweitens dadurch, dass sie kurz, bevor sie sich in dem Gebiet dieser Teile zu verzweigen beginnen, also mehr an der Basis der Labia majora, noch einige Besonderheiten in ihrer Struktur zeigen, in dem Sinne, wie es v. Ebner bei den Arterien der Schwellkörper des Penis ge-

funden hatte, indem sie die gleichen in die Lichtung vorspringenden polsterartigen Verdickungen der Intima besitzen, welche fast vollkommen mit denjenigen der Penisarterien übereinstimmen. Sie finden sich auch in den Labien in ungleichen Abständen, sehr oft jedoch in der Nähe der Abzweigungen von Ästen. Auf Querschnitten erscheinen sie ebenfalls annähernd halbkreisförmig, oder mehr wallartig, im Längsschnitt allmählich sich erhebend und meistens nach beiden Seiten gleichmässig abfallend. Über ihre Bildung ist folgendes zu sagen: die Arteriae labiales posteriores besitzen eine ausserordentlich starke elastische Innenhaut und im Gegensatz dazu eine ziemlich schwache Aussenhaut. In der Media sind elastische Fasern nur in mässiger Zahl vorhanden. Ganz wie in den männlichen Genitalien teilt sich die Intima im Bereiche der Verdickungen in mehrere Lamellen. Das eine stärkere Blatt zieht unter der Basis der Verdickung als eigentliche Fortsetzung der Elastica interna hinweg, die anderen schwächeren liegen in der Verdickung selbst und überziehen sie (Taf. 23, Fig. 5). In den Zwischenräumen, welche zwischen den elastischen Lamellen bleiben, sind die glatten Muskelfasern mit sehr spärlichen elastischen Fasern eingeschaltet, welche beide stets längsverlaufende Richtung haben (Taf. 23, Fig. 6). Die Entstehung dieser longitudinalen Schicht der Muskeln vollzieht sich hier ganz in derselben Weise, wie es schon oben bei der Betrachtung der Penisarterien auseinandergesetzt wurde. Das gleiche gilt auch für die Venen.

Was die topographische Verbreitung der Verdickungen bei den Arterien dieser Teile betrifft, so sind, wie es an dem umstehenden Schema (Fig. c) ersichtlich ist, ihre Grenzen ziemlich beschränkt. Sie sind, wie schon gesagt, nur an der Basis dieser Organe zu finden, im weiteren Verlauf — in den grossen und kleinen Schamlippen selbst — bis zu dem Anfang der Kapillaren fehlt irgendwelche ähnliche Struktur, es macht sich nur überall eine ziemlich stark entwickelte Media bemerkbar. Anders ver-

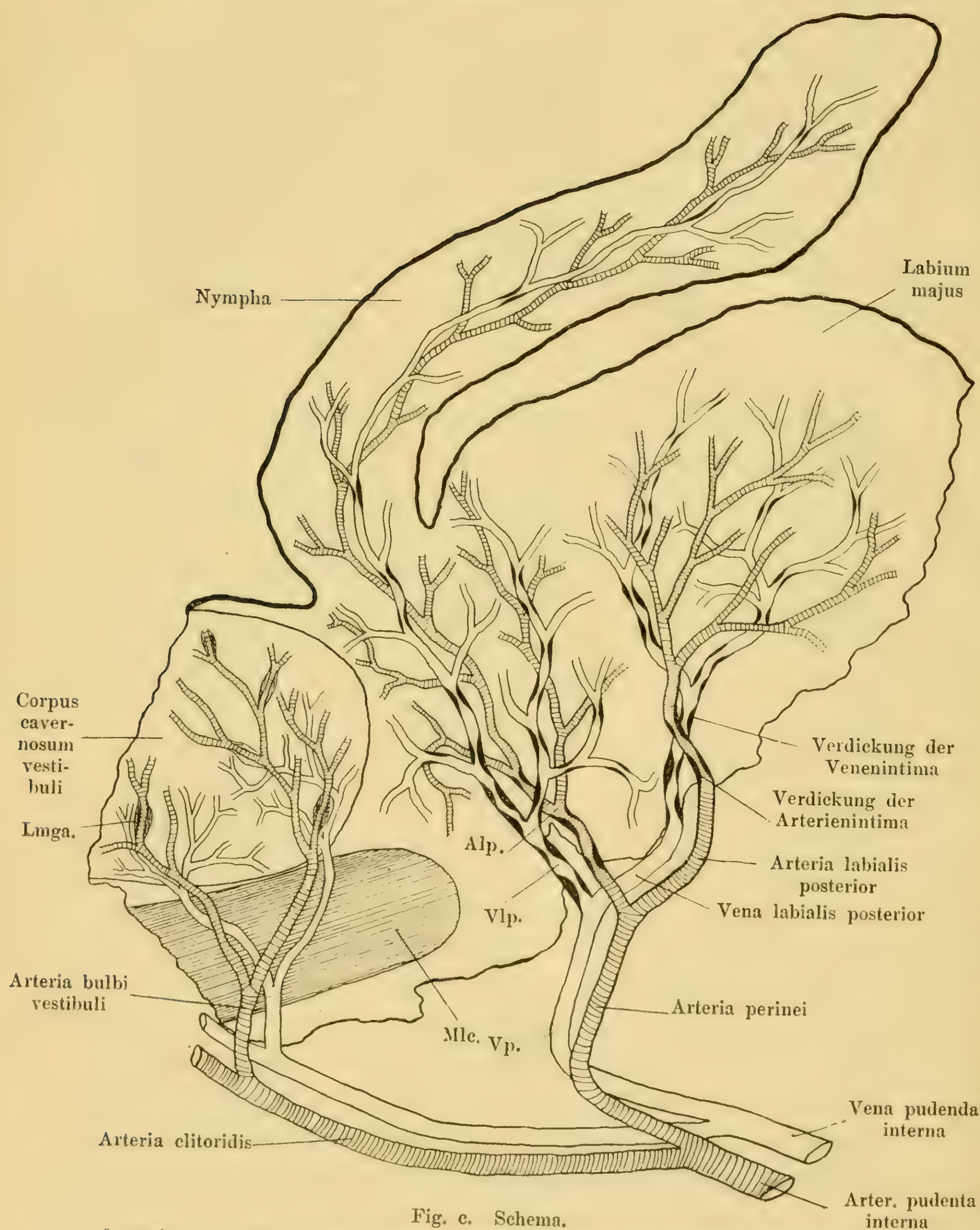


Fig. c. Schema.

Querschnitt von Nympha, Labium majus et Corpus cavernosum vestibuli Eine Hälfte. Vena perinei (Vp.). Muscul. bulbo cavern. (Mbc.). Äussere Längsmuskelzüge (Lmza). Arteria labialis posterior (Alp.). Vena labialis posterior (Vlp.).

halten sich die Arterien im Bulbus vestibuli. Hier konnte nichts Ähnliches nachgewiesen werden, wie bei den Aa. labiales posteriores oder den Arterien des Penis. Sie zeigen überhaupt keine auffallend entwickelte Media, besitzen auch keine klappenartigen Vorrichtungen an der Intima, obgleich man doch gerade in diesem Organe eine Stauungseinrichtung erwarten müsste. Sie fehlt denn auch nicht, nur ist sie in anderer Art realisiert. Die Arterien, welche in den Balken des Bulbus vestibuli liegen, haben in ungleichen Abständen, was besonders im Querschnitt gut zu sehen ist, eine Struktur, die aussieht, als ob man die Venen des Samenstranges vor sich hätte, indem sie unmittelbar im Anschluss an die Ringmuskulatur der Media und zwar nach aussen von ihr noch eine unregelmässig entwickelte Schicht von Bündeln glatter Muskelfasern haben, auf welche dann erst die Adventitia des Gefässes folgt (Taf. 24, Fig. 7). Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese dicht auf der Aussenseite der Media liegenden, in verschiedener Stärke ausgebildeten Längsmuskelzüge imstande sind durch ihre Kontraktion eine Wirkung auszuüben, welche derjenigen der polsterartigen Intimaverdickungen der anderen Arterien analog ist, denn wir wissen ja, dass dieses Organ bei der geschlechtlichen Erregung analog der Erektion des Penis bedeutend anzuschwellen vermag. Es entspricht diese Struktur ganz der vom Corpus cavernosum urethrae des männlichen Gliedes angeführten, nur in etwas variierter Weise (vergl. Fig. 4).

Ich wende mich zu den Venen der äusseren weiblichen Genitalien. Die der beiden Labien besitzen ganz die gleichen Intimapolster, wie die Arterien. Auf der ganzen inneren Oberfläche tritt ein System von ziemlich stark vorspringenden Wülsten hervor, die im ganzen longitudinal verlaufen. Besonders ist dies bei den Venen an der Basis der Labia majora gut zu sehen. Die Verdickungen sind nur viel reichlicher und besser ausgeprägt, wie bei den Arterien; ihr Bau ist fast genau so, wie es

Benda von der Vena dorsalis penis beschrieben hat. Im Querschnitt erscheinen sie mit ebenso dicken, oder manchmal sogar noch etwas dickeren Wandungen, wie die mitlaufenden Arterien, nur mit dem Unterschiede, dass sie viel lockerer sind. Die Media dieser Venen hat ein geschichtetes Aussehen.

Von aussen her nächst der Adventitia findet sich eine aus cirkulären elastischen Elementen gebildete Lage, in welche ziemlich dünne, ebenfalls cirkulär verlaufende Bündel glatter Muskelfasern eingefügt sind, die sich nicht zu einer zusammenhängenden Schicht vereinigen, wohl aber an einigen Stellen, wie es scheint, miteinander in Verbindung stehen (Taf. 24, Fig. 8). Diese Bündel werden voneinander durch gut ausgebildete elastische Elemente getrennt, deren Zahl schwankend ist. In der Media finden sich drei bis fünf solcher Bündel und sie erscheint dadurch ziemlich breit. Neben den queren kommen in der Media auch noch längsverlaufende Muskelbündel vor. Jetzt folgt die elastische Längshaut und dann — in analoger Weise, wie bei den Arterien — wieder eine Spaltung derselben in mehrere dünnere Blätter, zwischen welchen die glatten Muskeln in longitudinaler Richtung verlaufen, indem sie auch, wie schon oben erwähnt wurde, aus der Media circularis heraustreten. In dieser Weise werden die Wülste der Venenintima gebildet, so dass sie durch ihre Kontraktionen einen vollkommenen Verschluss der Venen bewirken und damit also das Blut zur Stauung zu bringen vermögen. Mehr nach der Oberfläche der Labia majora zu kommen sie in weiteren Abständen vor und sind auch schwächer ausgebildet, als bei den Venen der Basis; es giebt auch Stellen, wo es sich fast nur um eine schwache gleichmässige Verdickung der Intima handelt. Solche wallartige Erhebungen haben auch die Venen der Nymphae, aber nur die grösseren Kalibers. Die Struktur der Media, wie sie den Venen der grossen Schamlippen eigen ist, fehlt denen der Nymphen.

Die abführenden Venen des Bulbus vestibuli gehen meistens

zu der Vena pudenda durch den Musculus bulbocavernosus hindurch und es war an ihnen nichts Besonderes zu bemerken. Aus diesem negativen Befund lässt sich jedoch der positive Schluss ziehen, dass diese Venen in ihrer Wand keine verschliessenden Vorrichtungen zu haben brauchen, da sie leicht durch die Kontraktion des erwähnten Musculus bulbocavernosus ersetzt werden können. Es sind nun noch die Gefässe der Clitoris einer Betrachtung zu unterziehen. Die Arterien besitzen einen den Penisarterien analogen Bau. Ich werde hier nicht näher auf die Beschreibung ihrer Zusammensetzung eingehen, um Wiederholung zu vermeiden, es sei nur ganz kurz gesagt, dass auch sie mit klappenartigen Verdickungen ausgestattet sind, welche histologisch genau so gebaut sind, wie die des Penis oder der Arteria labialis, was auch ohne weiteres deutlich aus der Abbildung (Taf. 24, Fig. 9) ersichtlich ist. Bei ihnen findet man ausser solchen Polstern auch ganz gleichmässige Verdickungen der Intima (Taf. 24, Fig. 10), welche ebenfalls aus glatten Muskelfasern bestehen und so aussehen, als ob sie eine zweite, innere, longitudinale Schicht der Media wären. Diese gleichmässige Verdickung kommt streckenweise vor und ist nur bei den Balkenarterien vorhanden, welchen aber auch die klappenartige Gebilde zukommen, besonders oft an den Abzweigungsstellen von Ästen. Die polsterartigen Erhebungen allein finden sich ausserdem noch bei den Arteriae profundae clitoritis und bei den Arteriae dorsal. clitoridis und zwar bei letzteren sogar besonders gut ausgeprägt. Um endlich klar zu stellen, ob die beschriebenen Einrichtungen schon von Geburt an vorhanden sind, wurden noch die Genitalien von achtmonatlichen weiblichen Embryonen untersucht, es war aber keine Spur derselben nachzuweisen. Im Gegenteil ist es aufgefallen, dass die sehr reichlich vorhandenen Blutgefässe ausserordentlich dünnwandig sind, woraus hervorgeht, dass die Polster erst später erscheinen und es wäre wohl möglich, dass eine fortlaufende Untersuchung kindlicher Präparate er-

weist, dass sie erst gegen die Pubertätsentwickelung hin deutlich werden.

Am Schluss meiner Arbeit fühle ich mich gedrungen, Herrn Prof. Merkel und Herrn Prof. Kallius für die vielseitige Anregung und Unterstützung bei der Anfertigung der Arbeit meinen herzlichen Dank zu sagen, ebenso auch Herrn Dr. Heiderich, der mir bei den mikrophotographischen Aufnahmen freundlich Hilfe leistete.

Göttingen, Oktober 1905.

Tafel 23.

Figurenerklärung.

Tafel 23.

Fig. 1. Lin. Vergröss. 100. Arteria penis subcutanea. * Ringsumgehende Intimaverdickung. Färbung mit Eisen-Hämatoxyl.

Fig. 2. Lin. Vergröss. 90. Arteria dorsalis penis subfascialis mit der Abzweigung quer. * Klappenartige Verdickung der Intima an der Abzweigungsstelle. Verdickung des Endothels. ⁑ Parallel der Media verlaufende Muskelfasern in der Verdickung. Färbung mit Eosin-Hämatoxyl.

Fig. 3. Lin. Vergrösserung 125. Arterie des Corpus cavern. urethrae. * Klappenartige Vorrichtung. Färbung nach Weigert.

Fig. 4. Lin. Vergröss. 115. Arterie des Corpus cavern. urethrae quer. * Muskelzüge (quer) beiderseits, welche streckenweise die Arterie begleiten. Färbung nach Heidenhain.

Fig. 5. Lin. Vergröss. 80. Arteria labial. posterior kurz vor der Abzweigung. * Klappenartige Vorrichtung. Färbung nach Weigert.

Fig. 6. Lin. Vergröss. 100. Arteria labial post. quer. * Polsterartige Verdickung der Intima. Färbung nach Heidenhain.

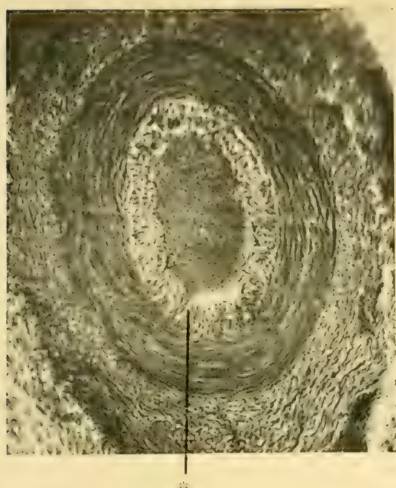


Fig. 1.

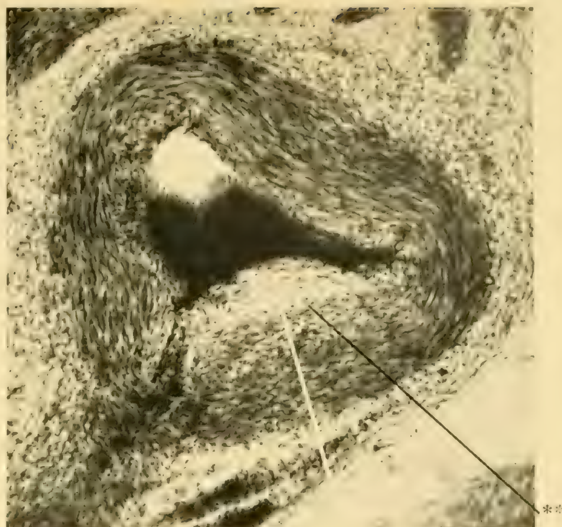


Fig. 2.

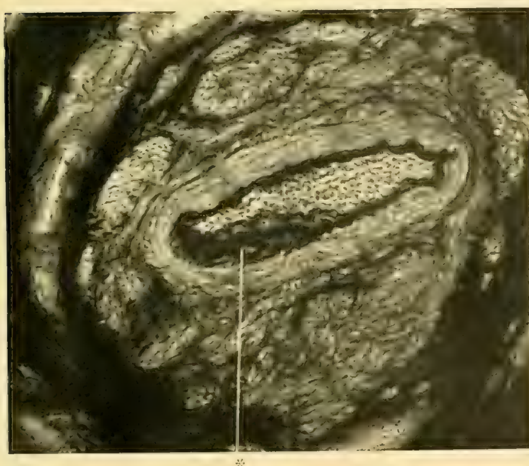


Fig. 3.

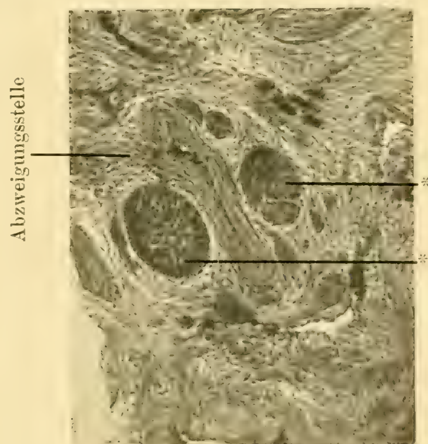


Fig. 4.

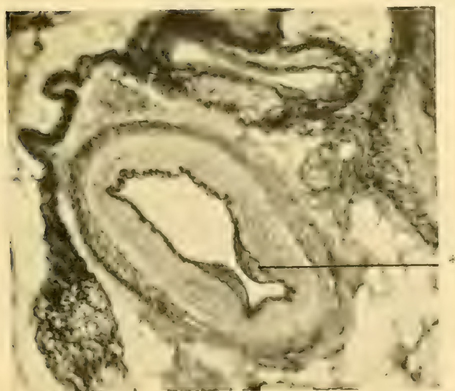


Fig. 5.

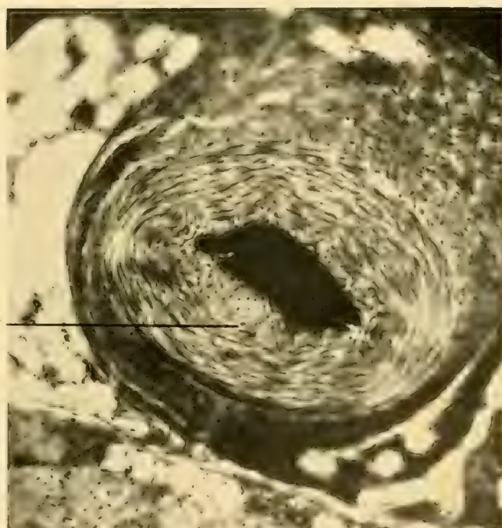


Fig. 6.

Tafel 24.

Figurenerklärung.

Tafel 24.

Fig. 7. Lin. Vergröss. 125. Arteria bulbi vestibuli quer. * Nach aussen von der Media gelegene längsverlaufende (stellenweise) Muskelfaserschicht. Färbung nach Heidenhain.

Fig. 8. Lin. Vergröss. 100. Vena labiales posterior quer. * Verdickung der Intima. Färbung nach Heidenhain.

Fig. 9. Lin. Vergröss. 90. Arteria dorsalis clitoridis quer. * Klappenartige Vorrichtung. Färbung nach Heidenhain.

Fig. 10. Lin. Vergröss. 100. Balkenarterie des Corpus cavern. clitoridis. * Gleichmässige Verdickung der Intima. Färbung nach Heidenhain.

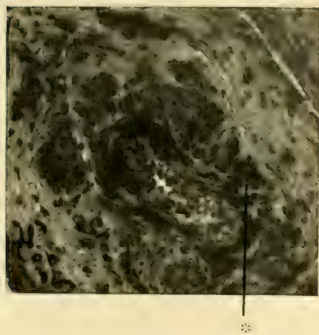


Fig. 7.

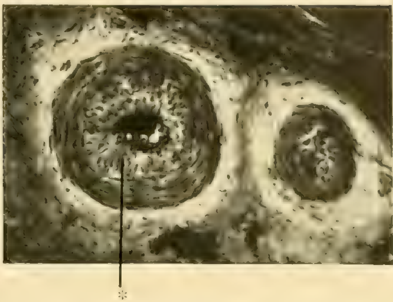


Fig. 10.

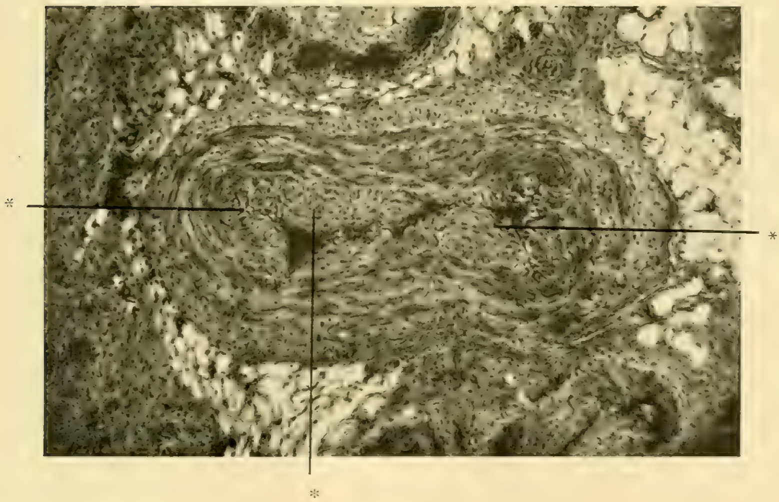


Fig. 8.



Fig. 9.

Aus den anatomischen Instituten in Lund und Uppsala.

UNTERSUCHUNGEN

ÜBER DIE

NERVEN DES DIAPHRAGMA.

VON

M. RAMSTRÖM,
UPPSALA.

Mit 6 Abbildungen auf den Tafeln 25/27.

Bekanntlich wird in unseren anatomischen Lehr- und Handbüchern angegeben, dass einige von den unteren Interkostalnerven an der Innervation des Diaphragma teilhaben und gleichzeitig wird mitgeteilt, dass der Nervus phrenicus, nachdem er das Diaphragma innerviert hat, auch in die Peritonealbekleidung der vorderen Bauchwand in Richtung auf den Nabel Fäden aussendet. Eine solche Doppelinnervierung eines Muskels durch motorische Nerven von so weit auseinanderliegenden Wurzelgebieten wie N. phrenicus und die in Frage stehenden Interkostalnerven sie haben, die von den Cervikalsegmenten bezw. von den unteren Dorsalsegmenten herkommen, ist ja an und für sich schon geeignet Argwohn zu erwecken; noch eigentümlicher jedoch mutet die Sache an, wenn man hiermit zusammenstellt, dass auch dem Peritoneum der vorderen Bauchwand Nerven vom N. phrenicus zugehen sollen. Stimmte alles dies mit der Wirklichkeit überein, so würden ja an demselben Thoraxrande Interkostalnerven in das Diaphragma eintreten und Phrenicusfäden es verlassen. Um Klarheit in diese eigenartigen Verhältnisse zu bringen sind von mir Untersuchungen vorgenommen worden, deren Ergebnisse ich hiermit vorlege.

Die letzterwähnte von diesen beiden Fragen, die das Verhalten des N. phrenicus zur Peritonealbekleidung der vorderen Bauchwand betrifft, hat nicht nur anatomisches, sondern auch praktisch-chirurgisches Interesse. Denn in unseren Tagen, wo die Chirurgen bestrebt sind der Totalanästhesie so viel wie mög-

lich aus dem Wege zu gehen, auch wenn es sich um grössere operative Eingriffe etwa um Laparotomien handelt, und an deren Stelle lieber lokale oder regionäre Anästhesie zu verwenden, ist es notwendig Sicheres über die Innervation des Peritoneum zu wissen auf einem Gebiete von so grossem chirurgischem Interesse, wie es die Bauchwand vom Rande des Brustkorbes bis herab zur Nabelgegend ist.

Die folgenden Untersuchungen werden zunächst die Frage über das Verhältnis der Interkostalnerven zum Diaphragma behandeln und sich dann mit den Beziehungen des N. phrenicus zum Peritoneum der vorderen Bauchwand beschäftigen.

I. Das Verhältnis der Interkostalnerven zum Diaphragma.

Betreffs der ersten dieser Fragen über das Verhältnis der Interkostalnerven zum Diaphragma, erteilt Luschka einerseits in seiner Monographie über den N. phrenicus des Menschen (Tübingen 1853) andererseits in seiner Anatomie des Menschen I 2 (Tübingen 1863) manchen Aufschluss. Die in Frage stehenden Nervenäste werden von ihm „Nervi phrenici intercostales“ genannt und von den fünf unteren Interkostalnerven hergeleitet. Sie folgen den Gefässzweigen teils denen von Art. musculophrenica teils denen der unteren Interkostalarterien bis zum Diaphragma und dringen in dessen Rippenursprungszacken ein. Sie sind allerdings einzeln jeder für sich genommen klein und bestehen nur aus einigen wenigen „Primitivröhren“; aber wenn man sich alle diese zusammengenommen denkt, würden sie doch eine sehr beträchtliche Menge ausmachen; Luschka schätzt sie auf mehrere Hunderte. Infolge dieser Innervation des Diaphragma sowohl vom Phrenicus als auch von den Interkostalnerven her, erklärt Luschka, ist dieses mehr als andere Muskeln gegen völlige Lähmung gesichert.

Fig. I.



Fig. II.

Phr.

Ct.

Dm A

LA

VA.

Linke K-teil

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.
Kgl. Univers.-Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.

Luschkas Äusserungen über die Beteiligung der Interkostalnerven an der Innervation des Diaphragma sind späterhin von einer ganzen Reihe von Anatomen mehr oder weniger vollständig citiert worden, so z. B. von Henle (1871), Hollstein (1873), Schwalbe (1881), Quain (1895), Broesike (1904) u. a.

Als Stütze für diese Annahme, dass die Interkostalnervenäste für das Diaphragma motorischer Natur seien, sind von einigen zwei Arbeiten hingestellt worden, die in den letzten Jahren erschienen sind. Die eine von Pansini: „Du plexus et des ganglions propres au diaphragme.“ Arch. ital. de Biologie. X. 1888, die andere von Cavalié: „De l'innervation du diaphragme.“ Toulouse 1898.

Pansini hat seine Untersuchungen an Tieren vorgenommen, besonders an Kaninchen und Meerschweinchen, und die Hauptsumme der von ihm gewonnenen Resultate ist, dass der Nervus phrenicus im Diaphragma einen komplizierten Plexus bildet, woran auch die drei letzten Interkostalnerven Anteil nehmen, einen Plexus, der aus drei miteinander zusammenhängenden Abteilungen besteht, aus einer vorderen im vorderen (sternokostalen) Teile, aus einer mittleren im lateralen (kostalen) Teile, und aus einer hinteren im hinteren (lumbo-vertebralen) Teile des Diaphragma. In die mittlere Abteilung sollten die erwähnten Äste von den drei letzten Interkostalnerven eintreten. In der hinteren Abteilung längs den Verzweigungen oder in den Faserbündeln, woraus der Plexus zusammengesetzt ist, hat Pansini im goldfarbigen Präparat vom Meerschweinchen grössere oder kleinere Gruppen von Ganglienzellen beobachtet. Pansini betont, dass dieser von Phrenicusfäden gebildete Plexus nicht verwechselt werden darf mit dem zuvor bekannten sympathischen Plexus diaphragmaticus (nach B. N. A. „plexus phrenicus“) an der unteren Fläche des Diaphragma und dessen Ganglion diaphragmaticum (nach B. N. A. „Gangl. phrenicum“). Über die Bedeutung dieses Plexus und dieser Ganglien im Diaphragma be-

merkt Pansini folgendes: „La présence d'un plexus nerveux si compliqué — — — — réalise la meilleure condition pour la contraction simultanée et le fonctionnement d'ensemble de toutes les fibres musculaires du diaphragme“ (Seite 263) und „La présence des ganglions propres — — — explique une certaine indépendance fonctionelle qu'on peut observer parfois dans le mécanisme de ce muscle fondamental de la respiration.“ (Seite 266.)

Diese Untersuchung Pansinis wird in mehreren von unseren anatomischen Lehr- und Handbüchern erwähnt, z. B. in Testut 1891 (II, Seite 779), Quain 1895 (III, 2, Seite 288), Poirier 1899 (III, Seite 983), und der letzgenannte (oder Soulié) spricht sich über die Bedeutung genannter Bildungen folgendermassen aus: „En effet s'il (sc. le phrénique) est le nerf moteur principal de ce muscle (sc. le diaphragme), il est secondé dans cette fonction par les cinq on six derniers nerfs intercostaux, et l'on sait, de plus, que le plexus et le ganglion diaphragmatiques, aux moins chez les animaux, laissent une certaine indépendance au muscle inspirateur.“

Cavalié (dessen Arbeit ich jedoch nur kenne durch ein Referat W. von Gössnitz' in seiner weiter unten angeführten Arbeit), ist über die hier in Frage kommenden Verhältnisse zu dem Ergebnis gekommen, dass das Diaphragma motorische Nerven von drei Richtungen erhält: Vom N. phrenicus, vom N. sympathicus und von „les rameaux diaphragmatiques des six derniers nerfs intercosteaux.“ Seine Arbeit wird ebenfalls von Poirier angeführt (Soulié).

Indessen sind auch im Gegensatz hierzu andere Ansichten über den Charakter dieser Diaphragmaäste der Interkostalnerven geltend gemacht worden.

P. Eisler ist durch Präparation des Diaphagma zu der Überzeugung gelangt, dass „alle jene Interkostalnervenzweige, die immer wieder bei der Versorgung des Diaphragma aufge-

führt werden, lediglich sensibler Natur sind und beim Einwachsen der Zwerchfellanlage zwischen die Anlage des Transversus abdom. mitgenommen sind." (Siehe „Der Musculus sternalis", Zeitschr. für Morph. und Anthr., 1901, III, S. 41—42, Anmerkung).

Weiterhin hat Wolff von Gössnitz im Zusammenhang mit seiner weitläufigen fast alle Ordnungen der Mammalia umfassenden Untersuchung über das Diaphragma und speziell auch über die Ursprungswurzeln des N. phrenicus die Auffassung zu seiner eigenen gemacht, dass die erwähnten Interkostalnervenäste sensibler Art sind. Siehe W. v. Gössnitz, Beitrag zur Diaphragmafrage, Jena 1901, S. 219: „Motorische Zweige der Interkostalnerven zum Zwerchfelle konnte ich nicht auffinden, wohl aber sensible zum Pleuraüberzuge", und S. 224: „die Interkostalzweige, die zum Zwerchfell gehen . . . . . . zeigten sich in meinen Fällen . . . so winzig, und sie endigten sofort auf der Oberfläche des Muskels, ohne jegliche Beziehung zu Muskelfasern gewonnen zu haben."

Hiermit könnte die Frage der vermeintlichen Dysmetamerie des Diaphragma gelöst erscheinen, da es sich ja gezeigt hat, dass seine motorische Doppelinnervation nur scheinbar ist. Thatsächlich aber steht die Beantwortung einer Frage noch aus. Ausser den hier erwähnten Interkostalfäden, die bis zur Pleura diaphragmatica verfolgt sind, giebt es wirklich tiefer belegene, die bis dicht unter die Diaphragmavorsprünge ja sogar bis in sie hinein dringen. Die erstgenannten Fäden zur Pleura lassen das Epitheton „winzig" berechtigt erscheinen; aber jene tiefer verlaufenden Fäden sind erheblich stärker und betragen z. B. bei einem neugeborenen Kinde ungefähr 20 Axonen und mehr.

Wohin nehmen sie ihren Weg? Sind es dieselben, die Luschka wahrgenommen und bis in das Diaphragma hinein verfolgt hat?

Untersuchungen.

Meine erste Untersuchung hatte den Zweck mir eine genaue Übersicht zu verschaffen über die wirkliche Ausbreitung des N. phrenicus im Diaphragma. Ich wählte nun hierfür das Diaphragma von kleinen Tieren, von Mäusen, um ein möglichst dünnes und durchsichtiges Untersuchungsobjekt zu erhalten. Die herauspräparierte vordere Brust- und Bauchwand nebst dem daran sitzenden Diaphragma wurde mit Osmium gefärbt.

Behandlung mit:

1. 1% Essigsäurelösung ca. 24 Stunden.

2. ½ : 1000 Überosmiumsäurelösung bis die Nerven gerade ausreichend Farbe angenommen hatten, 20—40 Minuten.

3. ¼% Essigsäurelösung ca. 2 Stunden.

Das Diaphragma wurde herausgeschnitten so vollständig wie thunlich und in Glycerin unter Deckglas gelegt und darauf mit Lupe und Mikroskop untersucht. Was die Zeichnungen hiervon anbelangt, die hier beigefügt sind, so ist zu bemerken, dass zuerst die Grundzeichnungen hergestellt wurden unter Anwendung einer Abbéschen Camera appliziert auf Mayers Präparier-Mikroskop mit Zeiss Aplan. Lupe Nr. 9. Es war also etwa eine sechsmalige Vergrösserung. In diese Grundzeichnungen wurden dann späterhin bei 25maliger Vergrösserung einige kleinere Nervenfäden und Gefässe interpoliert, worauf die übrigen Details, die bei dieser Vergrösserung nicht deutlich genug erkennbar waren, nochmals genau untersucht, kontrolliert und in einigen Fällen vervollständigt wurden und zwar bei stets zunehmender mikroskopischer Vergrösserung (60—100—150 und 350 Male). Das gegenseitige Grössenverhältnis zwischen den Nervenfasern, Gefässen etc. ist aus diesem Grunde nicht überall vollkommen exakt zur Darstellung gekommen.

Bei Prüfung der Diaphragmapräparate und der nach diesen

angefertigten Zeichnungen Figg. I, II, III und IV kann man u. a. wahrnehmen:

Dass jeder der beiden Phrenici auf der Pleuraseite des Diaphragma in einen ventralen und einen dorsalen Ast zerfällt und der letztere darauf wiederum in einen lateralen und einen dorso-medialen; so herrscht im ganzen und grossen gesehen die gleiche Aufteilung bei rechtem und linkem Phrenicus vor;

dass der ventrale Ast sich bis zur Grenzspalte zwischen den Sternalteilen des Diaphragmas ausbreitet und die Pars sternalis wie auch fast die ganze ventrale Hälfte der Pars costalis diaphr. innerviert;

dass der laterale Ast sich fortsetzt bis zum hinteren Ende des Kostalteiles des Diaphragma und die dorsale Hälfte (gut gemessen) der Pars costalis diaphr. mit Nervenfasern versieht;

dass der dorso-mediale („hintere") Ast den lumbo-vertebralen Teil versieht;

dass alle Äste eine reichliche Menge von Zweigen aussenden, besonders in peripherischer Richtung, die sich wiederum zu wiederholten Malen verzweigen bis sie endlich ihre Muskelfasern erreichen;

dass die so entstandenen Zweiglein sich hier und dort miteinander und mit solchen von angrenzenden Zweigen verbinden und dass hierdurch eine Menge Anastomosenschlingen entstehen, die durch lange Strecken von Diaphragma miteinander zusammenhängen. Diese bogenförmigen und netzbildenden Schlingenverbindungen zwischen den Phrenicuszweigen sind ja von einem gewissen Interesse. Ähnlich findet man jedoch auch z. B. in den breiten Bauchmuskeln (vergl. hierzu Ramström: Über die Innervation des Peritoneum der vorderen Bauchwand. Verhandl. d. Anat. Ges. 1904. S. 44 f. Tafel I); im M. rectus abd. (vergl. Ramström: Innervation des Peritoneum. Anat. Hefte, 29. Bd., H. 3, Tafel 40/41, Fig. VII); in der Interkostal-

muskulatur (vergl. ebendaselbst Tafel 36/37, Fig. III, wo in einigen der Interstitien diese Anastomosen mit aufgenommen sind). Zum Vergleiche müssen auch herangezogen werden Taf. I und II und Textfig. 4 in P. Eislers oben erwähnter Arbeit über „M. sternalis“ in Zeitschr. für Morph. und Anthr. 1901, wo derartige Schlingenbildungen im M. pect. major wiedergegeben sind. Was aber für die hier vorliegende Untersuchung von grösserem Interesse ist, ist eben die Aufklärung darüber, dass der N. phrenicus (wenigstens bei Mus) sich wirklich durch den ganzen kostalen Teil des Diaphragma verbreitet, und zwar ebenfalls in sein am meisten dorsal belegenes Ende, und dass er so reichlich Nervenzweige abgiebt, dass diese für ausreichend gehalten werden müssen zur Versorgung auch der Ursprungszacken der letzten Rippen[1]).

Die Innervation des Diaphragma wird ja sonst bekanntlich oft in der Weise geschildert, dass der Phrenicus nicht das ganze Diaphragma innerviere, sondern dass „ein ansehnlicher Teil der Pars costalis diaphragmatis, nämlich der dorso-laterale, etwa den drei bis vier unteren Rippen entsprechend, seine motorischen Fäden nicht aus dem Phrenicus erhält, sondern aus dem unteren Interkostalnerven beziehen muss“!

Da wir jetzt in diesen Präparaten bezw. auf den Zeichnungen gesehen haben, dass die Phrenicusausbreitungen im Diaphragma thatsächlich so ausgedehnt sind, dass sie auf den ganzen kostalen Teil des Diaphragma übergreifen, wie verhalten sich da die Diaphragmazweige der Interkostalnerven zu dieser Pars costalis, besonders zu ihrem dorsalen Teile und dessen Phrenicuszweigen?

1) In den Zeichnungen Fig. I, II, III u. IV sind jedoch wie bemerkt nur die Zweige aufgenommen, die bereits bei 6- und 25 maliger Vergrösserung sichtbar werden, diejenigen, welche erst bei stärkerer Vergrösserung wahrnehmbar werden, sind später interpoliert, aber nur eine geringe Anzahl und natürlich bei weitem nicht alle und gar keine Endzweige.

Über diese Frage haben diese Präparate des ausgeschnittenen Diaphragma von Mäusen nicht ganz klare Aufschlüsse ergeben können; es mag aber immerhin betont werden, trotz gründlichen Suchens ist es mir nicht möglich gewesen Interkostalnervenzweige zu finden, die sich an die Muskelfäden im Diaphragma anschliessen. Wohl habe ich einige von der Peripherie kommende marklose Nervenfasern entdeckt, Fasern, die ja vermutlich von den Interkostalnerven herrühren; sie verlaufen jedoch ausserhalb der Muskulatur in der Pleura oder im Peritonealüberzuge; hier hören sie aber bald auf oder schliessen sich den Gefässzweigen an. Auch habe ich nirgendwo einen direkten Zusammenhang zwischen den Interkostalnerven und Phrenicusausbreitungen finden können. Freilich vermochte ich an mehreren Stellen feinen marklosen Fasern von den Phrenicusverzweigungen bis zu den Gefässen in der Diaphragmamuskulatur zu folgen, und ebenso habe ich, wie bereits hervorgehoben, zuweilen von der Diaphragmaperipherie (d. h. wahrscheinlich von den Interkostalnervenbahnen) herkommende marklose Nervenfasern beobachten können, die sich auch an die Gefässe anschliessen, doch einen direkten Zusammenhang — niemals!

Im übrigen dürften wohl alle diese die Gefässe begleitenden Nervenfäden sympathischer Natur sein, die sich eben mehr proximal an den Phrenicus und die Interkostalnerven angeschlossen haben. Ähnliche sympathische Fäden kann man verfolgen von den sympathischen Plexus phrenici im lumbo-vertebralen Teile bis hinauf in den kostalen Teil des Diaphragma, wo sie sich an dessen Gefässzweige und an die Phrenicusausbreitung anschliessen. Man vergl. z. B. Fig. I und III Smpn. Auf dem lumbo-vertebralen Teile der rechten Diaphragmahälfte kann man hier einen sehr starken Stamm von marklosen Fäden verfolgen, der aufwärts längs der Art. phrenica inf. verläuft, sich in Zweige aufteilt, die sich teils bald wieder miteinander vereinigen zu einem

Plexus längs der Arterie, teils sich an den dorsal-medialen (hinteren) Zweig des N. phrenicus anschliessen, und die sich endlich in der Nähe des Foramen pro Vena cava inf. in noch kleinere Zweiglein auflösen, die sich wiederum nach mehreren Richtungen erstrecken, insonderheit ventral und lateral längs den Gefässzweigen.

Da nun mithin diese Präparate des ausgeschnittenen Diaphragma nicht ebenfalls über die tiefgelegenen Interkostalnervenzweige Aufschluss geben konnten, die ihren Weg hinter dem oder durch das Diaphragma genommen hatten, so wandte ich meine Aufmerksamkeit jetzt vor allem dem Teile des Diaphragma, dem Ursprungsrande, zu, der beim Ausschneiden am Rippenknorpel sitzen geblieben war.

Das Präparat, das ich nun unter Arbeit nahm, wird gebildet aus dem Ursprungsrande des Diaphragma und den angrenzenden Teilen der rechten Brust- und Bauchwand von einer Maus. Die Färbung ist, wie zuvor beschrieben, mit Osmium vorgenommen und zwar 20 Minuten lang. Was die Zeichnung betrifft, so wurde erst eine Grundzeichnung hergestellt mit Hilfe von Abbés Camera bei 6maliger Vergrösserung, dann erfolgte eine Interpolation bei 25 maliger Vergrösserung und Kontrollierung sowie eventuelle Vervollständigung einiger Details (besonders der Peritonealnerven) bei stärkeren Vergrösserungen (60—100—150 [—350] ×). Die Zeichnung enthält also im Massstabe 6 : 1 auch das, was erst bei 25 maliger, teilweise auch stärkerer Vergrösserung gesehen wird[1]).

Mustert man das Präparat bei 25 maliger Vergrösserung oder die Zeichnung, so findet man leicht die gesuchten Interkostalnervenzweige. Als ziemlich starke Nervenfäden dringen sie durch die Ursprungszacken des

[1]) Diese Zeichnung ist jetzt schon in meiner Arbeit über die Innervation des Peritoneum gedruckt worden, und verweise ich deshalb darauf; Anat. Hefte 29. Bd. H. 3. Tafel 36/37.

Diaphragma dicht an den Knorpeln hindurch und gehen unterhalb des Diaphragma mit den am nächsten kaudal benachbarten Interkostalnerven Verbindungen ein. Diese Anastomosen nimmt man in diesem Präparat (der rechten Brustwand) deutlich wahr und zwar in ihrem ganzen Verlaufe, auch quer durch den Diaphragmaursprung, zwischen dem achten und neunten sowie zwischen dem neunten und zehnten Interkostalnerven. Wahrscheinlich sind es ebenfalls solche Anastomosen, die, wie man sieht, von dem sechsten und siebenten sowie von dem zehnten und elften Interkostalnerven ausgehen. Doch kann man ihre Fortsetzung und eventuelle Verbindung mit den am nächsten verlaufenden unteren Interkostalnerven nicht bemerken wegen des hier angesammelten und der Beobachtung hinderlichen Fettes. Solche Anastomosen zwischen Interkostalnerven sind, wie die Untersuchung der angrenzenden Partien der Brust- und Bauchwände lehrt, besonders zahlreich (siehe Taf. 36/37) und es ist daher keine eigentümliche oder schwer zu erklärende Erscheinung, wenn einige von diesen Anastomosenschlingen, gerade wie die Interkostalnerven selbst, zufällig von Diaphragma bedeckt worden sind, als die Anlage zu dessen Muskulatur sich einmal am Rande des Brustkorbes befestigte.

Nach diesen Aufschlüssen über das Verhalten des Phrenicus und der Interkostalnervēn zum Kostalteile des Diaphragma bei Mäusen ging ich zur Untersuchung des menschlichen Diaphragma über.

Als Untersuchungsmaterial verwandte ich das Diaphragma nebst der angrenzenden Brust- und Bauchwand eines neugeborenen Kindes (Körperlänge 57 cm). Als Untersuchungsmethode wählte ich Präparation unter Wasser.

Allerdings ist dies eine anstrengende und äusserst zeitraubende Arbeitsmethode, aber sie bietet den Vorteil verhältnismässig sicherer Resultate. Im übrigen hat man bei einer Arbeit

wie der vorliegenden nicht die Wahl frei für allzuviele Methoden. Die Osmiumfärbemethode schien mir ungeeignet wegen der mächtigen Fettanhäufung am Diaphragmaursprung; für die vitale Methylenblaufärbungsmethode stand mir kein passendes Material zur Verfügung; für die Sihlersche Färbungsmethode war das Präparat zu dick.

Jedenfalls suchte ich alle Vorbereitungsmassregeln zur Erleichterung der Arbeit zu treffen. Um die Lageverhältnisse beim Präparate etwas konstanter zu gestalten, nähte ich die vorerwähnten herausgenommenen Teile an einem Glasrahmen fest. Damit die Muskulatur weiterhin so durchsichtig wie möglich wurde und derartig locker, dass die Präparierinstrumente mit Leichtigkeit in sie eindringen konnten, ohne die Nerven zu beschädigen, behandelte ich das Präparat mit der Sihlerschen Macerationsflüssigkeit, derselben, die Sihler anwandte zur Vorbehandlung von Muskelpräparaten, an denen er dann nach erfolgter Färbung die Art der Nervenendigungen in der Muskulatur studierte[1]).

Aber die Flüssigkeit musste doch bedeutend länger (einige Monate) einwirken als es für Sihlers kleine mikroskopische Präparate nötig gewesen war. Wenn das Präparat hinreichend maceriert erschien und dann hernach in Glycerin aufgehellt worden war, wurde es in zweckdienlichen Präparierschalen mit in Paraffin eingebettetem Korkboden befestigt, und so wurde unter Wasser präpariert. Dies geschah bei 3,6- oder 10maliger Lupenvergrösserung und intensiver Beleuchtung (d. h. Sonnenlicht oder konzentriertes Auerlicht) auf schwarzer Unterlage. Um eine möglichst getreue Zeichnung des Präparates zu erhalten, kalkierte ich

[1]) Vergl. Sihler, Chr.: A description of a simple and reliable method to trace the nerves in the muscle. Cleveland Med. G. V. 10. N. 6 oder Gad, J.: Über eine leichte und sichere Methode die Nervenendigungen an Muskelfasern und Gefässen nachzuweisen (nach Chr. Sihler) Arch. f. Anat. u. Phys. Physiol. Abt. Jahrg. 1895. H. 1/2. S. 202—208.

es erst auf eine direkt darauf applizierte Glasscheibe und passte dann weiterhin, nötigenfalls mit dem Zirkel, die Nerven und die übrigen Details ein, ganz in dem Masse wie sie hervorpräpariert wurden.

Die Präparation selbst habe ich folgendermassen ausgeführt: Zunächst wurden die Interkostalnerven an der Innenseite der Brustwand blossgelegt und nebst ihren Verzweigungen bis zum Diaphragmaursprung verfolgt. Dann wurde das Diaphragma nach oben hin umgeschlagen und die Präparation in der Bauchwand fortgesetzt. An der Stelle unterhalb des Diaphragmaursprunges, wo nach meiner Berechnung die Interkostalnerven hervorkommen sollten, schnitt ich eine Öffnung in das Peritoneum ein. Von hier ausgehend untersuchte ich die tiefe nach der Bauchmuskulatur zu gerichtete Oberfläche der Peritonealmembrane. Hatte ich hier nun einen Nervenzweig, der sich im Peritoneum verteilte, gefunden, und ihn im Mikroskop kontrolliert, so arbeitete ich mich mit dem Nervenzweige durch das extraperitoneale Bindegewebe und das Fett hinab bis zu dem Stamm, wovon er ausgegangen war. Diesem Stamme folgte ich in centraler und peripherischer Richtung und suchte so nach den anderen eventuell von demselben Stamm ausgehenden Zweigen und folgte diesen bis zu ihren feinsten Verzweigungen soweit sie nur eben wahrzunehmen waren bei 6—10 maliger Vergrösserung. Hierbei wurden zuweilen auch Zweige angetroffen, die unter oder durch den Diaphragmaursprung drangen, und die dann mit grösster Vorsicht durch die Muskulatur hindurch bis zu den Nerven, von denen sie ausgegangen waren, verfolgt wurden.

Die Untersuchung dieses Präparates ergab hauptsächlich folgendes: Die Interkostalnerven geben (wenn sie anfangs zwischen den Interkostalmuskeln, darauf ungefähr von der Knorpel-Knochengrenze an in den Mm. intercost. int. eingeschlossen verlaufen), eine Menge feiner Zweige ab, die in die

Interkostalmuskulatur eindringen und nach reichlichen Verzweigungen und intermuskulären Netzbildungen, teils diese innervieren teils feine Fäden nach den am nächsten belegenen Teilen der Pleura costalis aussenden. Einige von diesen Pleuranerven greifen auch etwas auf das Diaphragma über und innervieren dessen Pleuraüberzug (in Fig. V schwarz markiert) oder schliessen sich an dessen Gefässe an (in Fig. V schwarz punktiert). Aber auch andere Zweige sind zu sehen, die unter oder durch die Kante des Diaphragmaursprungs ihren Weg nehmen und so sich weiterer Beobachtung von der Pleuraseite aus entziehen. Einige von diesen sind ziemlich gross (ca. 20 Ax. und mehr) und sind ausgegangen von den Interkostalnervenstämmen sehr weit proximal von der Knorpel-Knochengrenze der Rippen her. Sie sind in Fig. V mit einem Sternchen ausgezeichnet. Im Grenzgebiet zwischen Diaphragmaursprung und Bauchwand (siehe Fig. VI) geben die Interkostalnerven wieder eine ganze Anzahl sehr feiner Nerven ab, die sich im Peritoneum verzweigen teils auf der Bauchwand unterhalb des Diaphragma teils nach einem rekurrenten Verlauf im Peritonealüberzuge auf dem Diaphragma. Verschiedene von diesen zuletzt genannten Fäden biegen bald wieder nach unten hin ab auf den Rand des Diaphragmaursprunges zu, andere dringen weiter empor und können bei dieser 6maligen) Vergrösserung fast bis zur Grenze zwischen dem unteren und mittleren Drittel des muskulösen Kostalteiles verfolgt werden. Die meisten von diesen Nerven ziehen sich mehr und mehr nach der Oberfläche des peritonealen Gewebes hin und endigen unter der Peritonealoberfläche selbst (in Fig. VI schwarz markiert), einige treten in Verbindung mit feinen Gefässzweigen (in Fig. VI schwarz punktiert) und können späterhin nicht von diesen unterschieden werden. Von diesen eben beschriebenen Peritonealnerven

Fig. III.

Icstn.
L.A.
R.K-teil.
Phrm.
Phrm.
V.A.
V.c.i.
R.L.-V.-teil
R.St.-teil.
Z.
Smpn.
A.phr.
Ct.
Phrt.
DmA.

Fig. IV.

Phrt.
Ct.
L.St.-teil.
L.L.-V.-teil
DmA.
V.A.
Icstn.
Phrm.
Icstn.
Phrm.
Icstn.
L.A.
L.K.-teil

Verlag von J. F. Bergmann, Wiesbaden.

Kgl. Univers. Druckerei von H. Stürtz, Würzburg.

kommen einige unter dem Rande des Diaphragmaursprunges hervor oder durchdringen ihn; verfolgt man sie in centraler Richtung, so findet man, dass sie von den Interkostalnerven gerade an dem Punkte ausgehen, wo diese von den Ursprungszacken des Diaphragma bedeckt erscheinen (siehe Fig. V und VI bei 8**, 9*, 9**) oder sogar ein wenig proximal von diesen aus (siehe Fig. V und VI bei 7* und 8*).

Der 6. und 7. Interkostalnerv zeigen ein anderes Verhalten. Die am meisten kaudalen Zweige von ihnen dringen durch oder unter den Diaphragmaursprung und verbinden sich unterhalb dieses mit Zweigen von den am nächsten kaudal von ihnen verlaufenden Interkostalnerven (siehe Fig. V u. VI bei 6* und 7*, sowie 7** und 8*). Somit haben wir es hier beim Menschen mit ganz derselben Art von Anastomosen quer durch den Diaphragmaursprung hin zu thun, die das Präparat von einer Maus (Tafel 36/37) aufwies. Auch von diesen Anastomosenschlingen gehen Peritonealnerven aus mit ähnlichem Verlaufe wie die vorhin geschilderten ihn zeigen. Ebenso wie bei der Maus sind auch beim Menschen die Anastomosen zwischen den Interkostalnerven reichlich. Die Verbindungsschlinge zwischen dem 5. und 6. Interkostalnerven auf dem M. transv. thoracis sowie die am meisten proximalen auf dem M. transv. abdom. sind des Vergleiches wegen in Fig. V u. VI mitaufgenommen worden.

Schliesslich nahm ich dann gleichfalls eine Präparation des dorsalen Teiles vom Kostalteile des Diaphragma vor, um mich eben auch beim Menschen über die Ausdehnung des Innervationsgebietes des Phrenicus in diesem Teile des Diaphragma zu überzeugen.

Ich begann die Präparation an einer Stelle, wo ein Phrenicuszweig entblösst auf der unteren Fläche des Diaphragma lag, ungefähr entsprechend der Stelle, wo der 8. oder 9. Interkostal-

nerv durch den Diaphragmaursprung hindurchtritt. Es war ein kleinerer Zweig; durch eine intramuskuläre Anastomosenschlinge jedoch wurde ich bald zu einem grösseren Zweig geführt, der durch eine weitere Schlinge dann wiederum in Verbindung mit einem noch grösseren Zweige stand. Dieser setzte sich in dorsaler Richtung fort unter ständiger Aussendung von Zweigen, die anfangs weitmaschigere später mehr und mehr dichtere intramuskuläre Netzwerke bildeten und schliesslich kleine rundmaschige Plexus, von welchen aus die Innervation der verschiedenen Muskelfasern, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, stattfand. Bis hinein in die Ursprungszacken der 12. Rippe konnten die Phrenicusfasern verfolgt werden. Einige von den Fasern zogen sich nach der unteren Fläche und bildeten hier ausgedehnte weitmaschige Netze, die sich auf das Centrum tendineum erstreckten und Zweige aussandten teils nach den Gefässen (die Gefässzweige sind schwarz punktiert) teils nach den oberflächlichen Schichten des subperitonealen Bindegewebes. (An den Fäden in diesen nahe der Oberfläche belegenen Netzen wurde das eine oder andere Pacinische Körperchen angetroffen.)

Vielmals habe ich an anderen Diaphragmapräparaten von Kind die Phrenicusverzweigung im Kostalteil des Diaphragma präpariert und dabei die Phrenicusfasern bis in die hintersten Kostalzacken des Diaphragma verfolgen können.

Zuletzt ging ich zur Untersuchung des Diaphragma von Erwachsenen über. Das Diaphragma wurde unter Mitnahme des damit zusammenhängendeu unteren Thoraxrandes und des oberen Teiles der Bauchwand aus der Leiche entfernt; dies Präparat wurde mit der Sihlerschen Macerationsflüssigkeit behandelt, in Glycerin aufgehellt und unter Wasser und Lupe präpariert. Ebenso wie an den vorigen Präparaten wurden auch hier Interkostalnervenzweige nicht nur in den Pleuraüberzug der Brustwand und des Diaphragma sondern auch in

die Peritonealbekleidung der Bauchwand und die des Diaphragmaursprungsrandes verfolgt; dagegen waren keine von den Interkostalnerven herrührenden Muskelnervenzweige im Diaphragma zu finden.

Aus dieser Untersuchung über das Verhalten der Interkostalnerven zum Diaphragma (sowohl bei der Maus wie beim Menschen, Kind und Erwachsenen) ergiebt sich also folgendes:

1. dass die Interkostalnerven den Pleuraüberzug auf dem Diaphragmaursprung ebenso wie einen Teil seiner Gefässe mit Nerven versehen;

2. dass die tiefergehenden Interkostalnervenzweige, die von der Pleuraseite aus unter den Diaphragmaursprung tauchen, an dessen unterer Seite hervorkommen und hier entweder direkt aufwärts dringen und sich in der Peritonealbekleidung des oberen Teiles der Bauchwand und des Diaphragmaursprunges verzweigen oder auch erst durch Verbindung miteinander Anastomosenschlingen bilden, von denen dann diese Peritonealnerven ihren Ausgang nehmen;

3. dass eine Innervation der Diaphragmamuskulatur von den Interkostalnerven her oder irgend ein direkter Zusammenhang zwischen diesen und dem N. phrenicus im Diaphragma sich nicht nachweisen lässt;

4. dass die Ausbreitung des Phrenicus im Diaphragma sich bis in den am meisten dorsal belegenen Teil der Pars costalis diaphragmatis erstreckt und dass sie bei ihren üppigen Netzbildungen für völlig ausreichend betrachtet werden muss um allein das Diaphragma mit motorischen Nerven zu versehen.

II. Das Verhältnis des Phrenicus zur vorderen Bauchwand.

Die ersten Angaben über die Peritonealfäden des N. phrenicus stammen von Luschka. Er beschreibt u. a. Fäden vom Phrenicus, die durch die Spalte zwischen Pars sternalis und Pars costalis diaphragmatis hineinstrahlen sollten in die Peritonealbekleidung der vorderen Bauchwand in der Richtung auf den Nabel zu (s. Luschka: Der N. phrenicus des Menschen S. 66 und Derselbe, Die Anatomie des Menschen I, 2 S. 221), und um die Sache als noch gewisser hinzustellen, fügt er u. a. hinzu, dass diese Phrenicusfäden „es verständlich machen, warum bei Entzündungen des Peritoneum der vorderen Bauchwand die Schmerzhaftigkeit in der Nähe des Nabels am grössten ist." Folgende Verfasser von Lehrbüchern haben dann seitdem stets als bekannt diese Beschreibung Luschkas in mehr oder minder kurzgefasster Form wiederholt, so z. B. Henle (1871 und 1880), Hollstein (1873), Turner (1877), Beaunis und Bouchard (1880), Schwalbe (1881), Quain (1895), Poirier (1899), Merkel-Henle (1901), Rauber (1903). Einige, wie z. B. Schwalbe, haben doch nur dem rechten Phrenicus derartige Peritonealfäden zugeschrieben, während bei Beschreibung des linken Phrenicus keine solchen erwähnt werden. Von Fäden, die gleichfalls vom rechten Phrenicus herstammen, sagt fernerhin Poirier (III. S. 981), dass einige von ihnen „se rendent au péritoine pariétal de la région abdominale antérieure où Luschka a pu les suivre jusqu'à l'ombilic. C'est à l'excitation de ces derniers ramifications qu'est due la localisation de la douleur dans la région périombilicale au cours des péritonites".

Um die Frage nach der Teilnahme des Phrenicus an der Peritonealinnervation beantworten zu können, war es vorerst von nöten zu eruieren wie weit sich der Phrenicus über den ventralen Teil des Diaphragma ausbreitete. Hierzu verwandte ich dieselben osmiumgefärbten Diaphragma-

präparate von Mäusen, woran ich die Ausbreitung des Phrenicus im dorsalen Teile des Diaphragmas studiert hatte (vergl. oben). Ich untersuchte nun von der Peritonealoberfläche des Diaphragma aus den ganzen ventralen Teil der Phrenicusausbreitung und gleichfalls jeden davon ausgehenden Nervenzweig bei einer successiven Vergrösserung von 60, 100 und 150 Malen (in einzelnen möglichen Fällen auch bei 350-maliger). Hierbei fügte ich einen Teil der feinen Nervenzweige, die bei dieser starken Vergrösserung sichtbar wurden, in die Zeichnungen (Fig. I, II, III, IV) ein. Es zeigte sich, dass die Mehrzahl dieser Zweige in der Muskulatur endete, und nur wenige den Schnittrand erreichten, wo das Diaphragma durchschnitten war; diese letzteren aber bestanden nur aus einer Minderzahl (von höchstens 3—4 oder 5) Axonen. (Siehe Fig. I, sowie III und IV.) Die Untersuchung zeigte somit, dass der N. phrenicus und seine Zweige, wenn sie den ventralen Teil der Pars costalis und der Pars sternalis diaphragmatis erreicht hatten, in so hohem Grade reduziert waren, dass es sehr unwahrscheinlich erschien, dass einige von diesen Fäden hinunter in die vordere Bauchwand gelangen könnten.

Ich richtete nun meine besondere Aufmerksamkeit auf den Ursprungsrand des Diaphragma, der, wie oben erwähnt, beim Austrennen der Diaphragmapräparate am Brustkorbrande sitzen geblieben war. An diesen Präparaten untersuchte ich vorzugsweise die Stellen am Schnittrande, die der Lage der eben erwähnten abgeschnittenen feinen Fäden entsprechen. Hatte ich dann diese wieder aufgefunden, so verfolgte ich genau jede, auch ihre winzigste Faser, in die sie sich verzweigten, soweit sie eben bei 150-maliger Vergrösserung sichtbar wurden. (Eine stärkere Vergrösserung war hier nicht anwendbar.) Diese Faserzweiglein hörten alle zwischen den Muskelfasern beträchtlich oberhalb des unteren Diaphragmarandes auf.

Hierauf dehnte ich die Untersuchung auf den ganzen ventralen Teil des Diaphragmaursprunges aus; aber nirgendwo gelang es mir auch nur einen einzigen Phrenicusfaden anzutreffen, der sich aus dem Diaphragma bis hinunter in die vordere Bauchwand verfolgen liess.

Da das beim Diaphragmaursprung sich anhäufende und durch Behandlung mit Osmium schwarz gefärbte Fett möglicherweise störend wirken konnte bei der Beobachtung, wiederholte ich dieselbe eingehende Untersuchung der Phrenicusnerven bei einem Präparate, das eigentlich für einen anderen Zweck bestimmt war.

Das Präparat bestand aus dem Ursprungsteile des Diaphragma nebst den angrenzenden Partien der Brust- und Bauchwand einer Maus, die von der bedeckenden Haut und der äusseren Brustkorbmuskulatur befreit worden waren. Es war vorbehandelt worden in der Weise, dass es lange Zeit hindurch (6 Wochen) in Sihlers Macerationsflüssigkeit und hernach zur Aufhellung in Glycerin gelegen hatte. Das Präparat erwies sich nun als so durchsichtig geworden wie es für das Studium der in den verschiedenartigsten Tiefen verlaufenden Nerven erforderlich war. Da ein grosser Teil des N. phrenicus den Teil des Diaphragma einnahm, den gerade das Präparat umfasste, vermochte ich sowohl die Nerven als auch ihre Zweige in sehr weiter Ausdehnung zu beobachten, besonders in den aneinandergrenzenden Teilen der Sternal- und Kostalpartien. Siehe Ramström: Über die Innervation des Peritoneum der vorderen Bauchwand. Verh. d. Anat. Ges. 1904. S. 44, Tafel I. Aber auch hier waren keine Phrenicuszweige zu entdecken, die ihren Weg in die Bauchwand hinunter fortsetzten. Man konnte wohl in diesen sowohl wie in den mit Osmium behandelten Präparaten hin und wieder den einen oder anderen feinen Phrenicuszweig sich in

der Peritonealbekleidung des Diaphragma ausbreiten sehen, aber nicht einmal diese schienen sich in die Bauchwand hinab fortzusetzen. Alle Untersuchungsresultate bestätigen also, dass eine Fortsetzung des N. Phrenicus über das Gebiet des Diaphragma hinaus als ausgeschlossen zu betrachten ist.

Dagegen fand ich jedoch bei diesen Untersuchungen des Diaphragma andere Nervenzweige vor, die sich in der Bauchwand unterhalb der Spalte zwischen den Sternal- und Kostalabteilungen des Diaphragma ausbreiteten. Es waren Fäden, die einen annähernd vertikalen Verlauf zeigten und nur daher anfänglich von der erwähnten Sterno-Kostal-Spalte herzukommen schienen. Wenn man diese Fäden in kaudaler Richtung verfolgte, zeigte es sich jedoch, dass sie mit den Zweigen der Interkostalnerven in der Bauchwand in Verbindung stehen. (Vergl. Anast. st.—c. in Tafel 36/37 in Anat. Hefte, 29. Bd. H. 3 und Tafel I in Verh. d. anat. Ges. 1904.) Verfolgte man sie wiederum in cephaler Richtung, so konnte man sie beobachten bis unmittelbar unterhalb des Diaphragmaursprunges. Sie verliefen doch in der Muskulatur des M. transv. abd. und gaben eine ziemlich grosse Zahl von Fäden teils an diesen teils an seine Peritonealbekleidung ab, zeigten jedoch keinen Zusammenhang mit dem Diaphragma. Fuhr man nun mit der Untersuchung oberhalb des Diaphragma fort, so fand man dort ähnliche Nerven, die von Interkostalnervenzweigen ausgingen und im M. transversus thoracis verliefen; man konnte sie abwärts verfolgen in der Richtung auf dieselbe Partie des Diaphragma, wie die erstgenannten Nervenfäden. Sie erreichten doch im osmiumgefärbten Präparate von Maus dieses nicht vollständig, sondern schienen vorher in der Muskulatur des M. transv. thor. zu enden.

Dass hier an der Grenze zwischen dem Sternal- und Kostalteile doch mit grösster Wahrscheinlichkeit eine Verbindung

zwischen dem letzten Interkostalnerven in der Brustwand und dem ersten in der Bauchwand besteht, lehrt bereits ein flüchtiger Blick auf das Präparat oder die Zeichnung (Tafel 36/37) mit ihrer kontinuierlichen Kette von Anastomosenschlingen im M. transv. thor. und der ebenfalls lückenlosen Kette von Anastomosenschlingen im M. transv. abd.; beide Ketten begegnen sich an dem erwähnten Teile des Diaphragma. Unterzieht man diese Anastomosenschlingen einer etwas genaueren Untersuchung, so scheint das Wahrscheinlichste zu sein, dass diese Verbindung durch den untersten Zweig des 6. Interkostalnerven zu stande kommt, denselben, der, wie sich gezeigt hat, den Zusammenhang vermittelt zwischen den erwähnten Nerven sowohl in dem Präparate von der Maus, das in Tafel 36/37 abgebildet ist, als auch in dem vom Menschen, das in Fig. V und VI wiedergegeben ist. Wie zuvor schon hervorgehoben, war doch die Fortsetzung dieses Zweiges unter dem Diaphragmaursprunge und den Fettanhäufungen unterhalb dieses verborgen; ein Versuch unter dem Mikroskope den Nerven herauszupräparieren gelang nur teilweise; späterhin wurde er leider beschädigt.

Um mich nun kurz zu fassen, das Präparat brachte also zur Anschauung, dass *die vertikal verlaufenden Fäden unterhalb der Spalte zwischen Pars sternalis und Pars costalis diaphragmatis, Interkostalnervenzweige waren, die keinen Zusammenhang mit dem Diaphragma und dem N. phrenicus hatten, aber doch Nerven an das Peritoneum der vorderen Bauchwand unterhalb des erwähnten Diaphragmateiles abgaben.*

Die Untersuchungen an Mäusen hatten somit gezeigt, *dass keine Phrenicusfäden in die vordere Bauchwand und deren Peritonealbekleidung hinabgelangen, doch wohl, dass solche Peritonealnerven im Epigastrium ihren Ursprung aus Interkostalnervenzweigen dieses Gebietes nehmen.*

Ich nahm nun die Beobachtungen beim Menschen wieder auf. In dem Präparate von Brust- und Bauchwand eines neugeborenen Kindes mit daransitzendem Diaphragma, das ich oben geschildert habe, und das in Fig. V und VI wiedergegeben ist, nahm ich nun eine Bearbeitung des ventralen Teiles der Phrenicusverzweigung im Diaphragma vor. Ich suchte die Phrenicuszweige, die den ventralen Teil der Pars costalis und der Pars sternalis innervieren, auf und folgte ihnen vom Centrum tendineum bis in ihre kleinsten Verzweigungen hinein. Wie im dorsalen Teile der kostalen Diaphragmapartie bildeten die Zweiglein zahlreiche erst weitmaschigere, dann immer dichtmaschigere Netze, von denen die Muskelfäden innerviert wurden. Einen oder anderen Peritonealnerven entsandten sie gleichfalls. Aber weder einer der Muskelnerven noch einer der Peritonealnerven setzte sich in die vordere Bauchwand hinab fort.

Im selben Präparate, woran ich die zuletzt geschilderten Untersuchungen vorgenommen hatte, war es mir bereits bei den Nachforschungen über das Verhältnis der Interkostalnerven zum Diaphragma geglückt eine Anastomosenschlinge zwischen dem 6. und 7. Interkostalnerven hervorzupräparieren, die sich einen Weg gebahnt hatte unter und durch den Ursprung des medialen Teiles der Pars costalis diaphragmatis. (Siehe Fig. VI bei 6*). Ich hatte bereits gesehen, dass von dieser Schlinge Peritonealnerven ihren Ursprung nahmen und verfolgte nun genauer den ziemlich grossen Zweig, der von dieser Schlinge ausgehend in dem subperitonealen Bindegewebe in medial-cephaler Richtung aufwärts nach der Gegend des Proc. xiphoides zu verlief. An mehreren Stellen konnte ich feine Fäden vorfinden und verfolgen, die sich von ihm abzweigten und sich in der der Oberfläche am nächsten belegenen Schicht der Peritonealbekleidung sowohl auf der vorderen Bauch-

wand im Epigastrium wie auch etwas auf der Unterfläche des Diaphragma ausbreiteten, ja auch sogar auf dem Grenzgebiete zwischen Pars sternalis und Pars costalis. Das Nähere ersieht man aus Fig. VI.

Um nun sehen zu können wie die vordere Bauchwand sich im übrigen in Bezug auf die Peritonealinnervation verhielt, die ich im Epigastrium entdeckt hatte, begann ich nun diese zu präparieren. Die Präparation wurde vorgenommen an demselben Material von Kind und zwar in ganz derselben Weise, wie zuvor beschrieben. Nachdem die Mm. obl. ext. und int. entfernt worden waren, wurden die Interkostalnervenzweige mit ihren Anastomosenschlingen sowohl auf der Oberfläche des M. transv. wie in seinem Innern herauspräpariert. Die Zweige, die sich als dem Peritoneum zugehörig erwiesen, wurden darin genau blossgelegt und soweit wie eben möglich verfolgt (bei 6—10 maliger Vergrösserung). Nach der Zeichnung, die ich bei dieser Arbeit herstellte, vervollständige ich Fig. VI durch den Teil der gewonnenen Ergebnisse, die für die hier vorliegende Untersuchung von besonderem Interesse sind, indem ich nämlich zur Anschauung bringe wie die Peritonealinnervation zu stande kommt auf dem ganzen Gebiete zwischen Epigastrium und Nabel. Hieraus geht mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit hervor, dass die Peritonealnerven ihren Ursprung nehmen aus den Anastomosenschlingen zwischen den Abdominalzweigen von je zwei Interkostalnerven sowie dass die von ihnen, die zu der hier in Frage kommenden Partie der Bauchwand gehören, in medialcephaler Richtung dorthin gelangen und sich in ihrem Peritonealüberzuge ausbreiten; dass folglich das Peritoneum hier in ganz analoger Weise innerviert wird wie im Epigastrium.

Aus dieser Untersuchung über die zweite Frage, nämlich die nach dem Verhalten des N. phrenicus zur vorderen

Bauchwand ergiebt sich somit (sowohl bei der Maus wie beim Menschen),

dass der Teil des N. phrenicus, der die Pars sternalis und die Pars costalis innerviert und zwar einschliesslich ihrer Peritonealbekleidung, so völlig davon in Anspruch genommen wird, dass jede Fortsetzung dieser Phrenicusfäden „in das Peritoneum der vorderen Bauchwand hinein in der Richtung auf den Nabel" als ausgeschlossen betrachtet werden muss;

dass dagegen das Peritoneum der vorderen Bauchwand sowohl im Epigastrium wie auch die Strecke abwärts bis zur Nabelgegend mit Fäden von den Abdominalzweigen der Interkostalnerven versehen wird[1]).

1) Will man also eine lokale oder regionäre Anästhesie in die Wege leiten vor einer Laparotomie auf dem Gebiete zwischen Epigastrium und Nabelgegend, so wird man sich erinnern müssen, dass das Peritoneum hier nicht vom N. phrenicus, sondern auf oben eingehend geschilderte Weise von den Nn. intercostales versorgt wird.

Erklärung der Abbildungen.

Figur I, Tafel 25.

Der rechte Kostalteil und die beiden Sternalteile des Diaphragma von Maus. Von der Peritonealoberfläche aus gesehen. Behandlung mit Essigsäure und Überosmiumsäure. Zeichnung bei Anwendung vom Mayerschen Präparier-Mikroskop, Zeiss aplanat. Lupe Nr. 9 und Abbéschen Camera (6fache Vergrösserung); Nachzeichnung und teilweise auch Interpolierung bei Hartnacks Mikroskop Obj. 2, Ok. 1 und Obj. 4, Okul. 1, 3 und 4 und Obj. 7, Okul. 3.

Rechte K.-Teil. Der rechte Kostalteil des Diaphragma.

Rechte St.-Teil. Der rechte Sternalteil des Diaphragma.

Linke St.-Teil. Der linke Sternalteil des Diaphragma.

Z Die Grenze zwischen den beiden Sternalteilen.

Vnt. Der ventrale Teil des Diaphragma (in einiger Entfernung von der Brustwand abgeschnitten).

Lt. Der laterale Teil des Diaphragma (in einiger Entfernung von der Brustwand abgeschnitten).

Ct. Centrum tendineum mit Gefässen (Art. u. Ven.).

* Das Präparat ist hier gespalten worden um eine ebene Ausbreitung zu ermöglichen.

Phrt. Die Teilung des Phrenicus an der Pleuraoberfläche des Diaphragma, hier durch das Zwerchfell gesehen, deshalb rot gestrichelt dargestellt.

VA. Der ventrale Ast des Phrenicus.

LA. Der laterale Ast des Phrenicus.

Dm. A. Der dorsomediale, „hintere“ Ast des Phrenicus.

Phrm. Der Phrenicus und seine Muskelzweige in der Substanz des Diaphragma gesehen; deshalb rot punktiert.

Phr. rot ausgezogen. Der Phrenicus an der Peritonealoberfläche des Diaphragma.

Icstn. Einige Interkostalnervenfädchen neben einigen Interkostalgefässen (gestrichelt) verlaufend.

Smpn. marklose Nervenfäden neben einem Aste der Art. phrenica verlaufend.

Einige kleinen vom Phrenicus ausgehenden Peritonealnerven des Diaphragma sind schwarz markiert.

Fig. V.

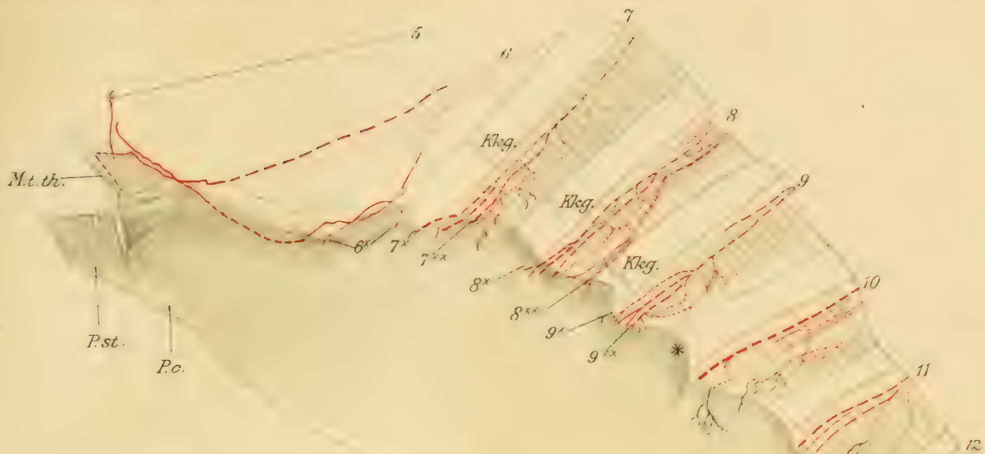


Fig. VI.

Ct. VA. P.c. LA.
Phrp.
Phrv.
P.st.
P.c.
Ipd.
Prtn.
6ˣ 7ˣ 7ˣˣ Fett 8ˣ 8ˣˣ
Fett
9ˣ 9ˣˣ
10 Fett
11
Fett
Fett
Phrg.
Ct.
Pac.K.
Phrd.
P.c.
Ipd.
Prtn.
Nabel
12
Fett
Fett

Figur II, Tafel 25.

Der linke Kostalteil des Diaphragma von Maus. Von der Peritonealoberfläche aus gesehen. Behandlung und Zeichnung s. Figur I.

Linke K.-Teil. Der linke Kostalteil des Diaphragma.

Ct. Centrum tendineum.

Phr. N. phrenicus sinister an der Pleuraoberfläche des Diaphragma, hier durch das Zwerchfell gesehen, deshalb rot gestrichelt dargestellt.

VA. Der ventrale Ast des Phrenicus an der Peritonealoberfläche des Diaphragma, voll ausgezogen; seine Zweige in der Muskulatur des Diaphragma gestrichelt.

LA. Der laterale Ast des Phrenicus an der Peritonealoberfläche, voll ausgezogen, oder in der Muskulatur des Diaphragma, gestrichelt.

DmA. Der dorso-mediale, „hintere" Ast des Phrenicus.

Figur III, Tafel 26.

Die rechte Hälfte des Diaphragma von Maus. Von der Peritonealoberfläche aus gesehen. Behandlung und Zeichnung s. Figur I.

R. St.-Teil. Der rechte Sternalteil des Diaphragma.

R. K.-Teil. Der rechte Kostalteil des Diaphragma.

R. L.-V.-Teil. Der rechte Lumbo-Vertebralteil des Diaphragma.

Ct. Centrum tendineum.

V. c. i. For. pro vena cava inf.

Z Die Grenze zwischen den beiden Diaphragmahälften. Das Präparat ist also ein wenig links von der Mittellinie gespalten.

Phrt. Die Teilung des Phrenicus an der Pleuraoberfläche des Diaphragma, hier durch das Zwerchfell gesehen, deshalb rot gestrichelt dargestellt.

VA. Der ventrale Ast des Phrenicus an der Peritonealfläche des Diaphragma, voll ausgezogen, in der Substanz des Diaphragma, gestrichelt.

LA. Der laterale Ast des Phrenicus.

DmA. Der dorsomediale, „hintere", Ast des Phrenicus.

Phrm. Muskelzweige des Phrenicus.

Icstn. Interkostalnervenfädchen dicht an einem Interkostalgefäss verlaufend.

Smpn. Marklose Nervenfädchen dicht an der Art. phrenica und ihren Astchen verlaufend.

A. phr. Art. phrenica.

Figur IV, Tafel 26.

Die linke Hälfte des Diaphragma von Maus. Von der Peritonealoberfläche aus gesehen. Behandlung und Zeichnungen s. Fig. I.

L. St.-Teil. Der linke Sternalteil des Diaphragma.

L. K.-Teil. Der linke Kostalteil des Diaphragma.

L. L.-V.-Teil. Der linke Lumbo-Vertebralteil des Diaphragma.

Ct. Centrum tendineum.
Phrt. Die Teilung des Phrenicus.
VA. Der ventrale Ast des Phrenicus.
LA. Der laterale Ast des Phrenicus.
DmA. Der dorso-mediale, „hintere“, Ast des Phrenicus.
Phrm. Muskelzweige des Phrenicus.
Icstn. Interkostalnervenfädchen dicht an einigen Interkostalgefässen verlaufend.

Figur V, Tafel 27.

Der rechte Sternokostalteil des Diaphragma und die angrenzende Partie der Brustwand von Kind. Von der Pleuraoberfläche aus gesehen.

Das Präparat war unter Wasser bei 3—10facher Lupenvergrösserung präpariert. Die Zeichnung ist zuerst durch Kalkierung anf eine direkt auf das Präparat applizierte Glasscheibe erhalten, und sodann sind die Nerven und die übrigen Details, je nachdem sie hervorpräpariert wurden, wenn nötig mit dem Zirkel eingepasst worden.

P. st. Pars sternalis diaphragmatis.
P. c. Pars costalis diaphragmatis.
M. t. th. M. transv. thoracis.
Kkg. Knorpel-Knochengrenze.

Die zwischen den Interkostalmuskeln verlaufenden Interkostalnerven (rot gestrichelt) geben feine Zweige ab, die nach reichlichen Verzweigungen und intermuskulären Netzbildungen teils die Interkostalmuskulatur innervieren (rot punktiert) teils feine Fäden nach der Pleura costalis (schwarz markiert) aussenden. Einige von diesen Pleuranerven greifen auf das Diaphragma über und innervieren dessen Pleuraüberzug (schwarz, voll ausgezogen) oder schliessen sich an dessen Gefässe an (schwarz punktiert).

Betreffend die Verbindungsschlinge zwischen dem 5. nnd 6. Interkostalnerven auf dem M. transv. thoracis, die Ziffern und Sternchen auf dem Diaphragma u. s. w. s. den Text.

Figur VI, Tafel 27.

Der rechte Sternokostalteil des Diaphragma und die angrenzende Partie der Bauchwand von Kind. Von der Peritonealfläche aus gesehen. Betreffs der Präparierung und Zeichnung s. Figur V.

P. st. Pars sternalis diaphragmatis.
P. c. Pars costalis diaphragmatis.
Ct. Centrum tendineum.
VA. Der ventrale Ast des Phrenicus und seine Ausbreitung im ventralen Teil des Diaphragma (Phrv.)

LA. Der laterale Ast des Phrenicus und seine Ausbreitung im lateralen Teil des Diaphragma bis in den am meisten dorsal belegenen Teil desselben (Phrd.).

Die vom Phrenicus ausgehenden Peritonealnerven des Diaphragma sind schwarz markiert (Phrp.); ihre an die Gefässe sich anschliessenden Zweige sind schwarz punktiert (Phrg.).

Pac. K. Pacinisches Körperchen.

Die von den Interkostalnerven ausgehenden Peritonealnerven des Diaphragmaursprunges (Ipd.) sind schwarz markiert, ihre Gefässnervenzweige schwarz punktiert.

Die von den Interkostalnerven ausgehenden Peritonealnerven der vorderen Bauchwand (Prtn.) sind auch schwarz markiert.

Litteratur-Verzeichnis.

1. Beaunis et Bouchard, Nouveaux éléments d'anatomie déscriptive et d'embryologie. 3. édition. Paris 1880.
2. Broesike, G., Lehrbuch der normalen Anatomie des menschlichen Körpers. Berlin 1904.
3. Cavalié, Marcel, De l'innervation du Diaphragma. Toulouse 1898. (Nach Wolff v. Gössnitz: Beitrag zur Diaphragmafrage.)
4. Eisler, P., Der Musculus sternalis. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr. 1901. Bd. III.
5. Gad, J., Über eine leichte und sichere Methode, die Nervenendigungen an Muskelfasern und Gefässen nachzuweisen. (Nach Chr. Sihler.) Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. Jahrg. 1895.
6. v. Gössnitz, Wolff, Beitrag zur Diaphragmafrage. Semon, Zool. Forschungsreisen in Australien und dem malay. Archipel. Jena 1901.
7. Henle, J., Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Braunschweig 1855—1871.
8. — Grundriss der Anatomie des Menschen. Braunschweig 1880.
9. Hollstein, L., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 5. Aufl. Berlin 1873.
10. Luschka, H., Der Nervus phrenicus des Menschen. Tübingen 1853.
11. — Die Anatomie des Menschen. Tübingen 1863.
12. Merkel-Henle, Grundriss der Anatomie des Menschen. Text und Atlas Braunschweig 1901.
13. Pansini, Du plexus et des ganglions propres au diaphragma. Arch. ital. de Biologie. Bd. X. 1888.
14. Poirier, P., Traité d'Anatomie humaine. Paris 1894—1900.
15. Quain (Schafer and Thane), Elements of Anatomy. 10. edit. London 1890—1896.
16. Ramström, M., Über die Innervation des Peritoneum der vorderen Bauchwand. Verhandl. d. anat. Ges. 1904. S. 44 ff.
17. — Untersuchungen und Studien über die Innervation des Peritoneum der vorderen Bauchwand. Anat. Hefte. 1905. 29. Bd. H. 3.
18. Rauber, A., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 6. Auflage. Leipzig 1903.
19. Schwalbe, G., Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1881.
20. Sihler, Chr., A description of a simple and reliable Method to trace the nerves in the muscle. Cleveland Med. G. Vol. 10. Nr. 6.
21. Turner, W., Introduction to human anatomy. Edinburgh 1877.